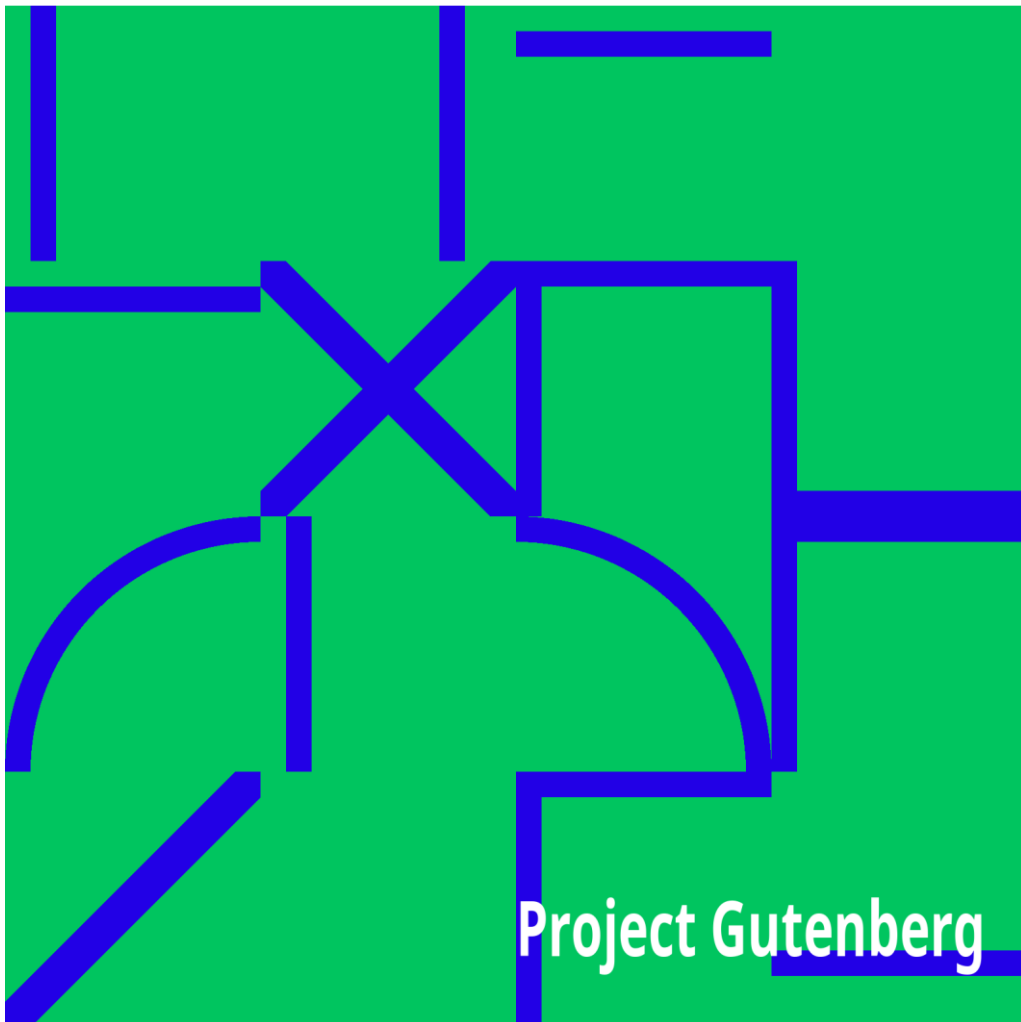


Эволюция человека

Эрнст Геккель

The Evolution of Man

Ernst Haeckel



The Project Gutenberg eBook of The Evolution of Man.

Эта электронная книга предназначена для использования любым человеком в любой точке Соединенных Штатов и большинстве других частей света без каких-либо затрат и почти без ограничений. Вы можете копировать ее, дарить или повторно использовать на условиях лицензии Проекта Гутенберга, прилагаемой к этой электронной книге или на сайте www.gutenberg.org. Если вы находитесь не в Соединенных Штатах, то перед использованием этой электронной книги вам придется ознакомиться с законодательством страны, в которой вы находитесь.

Название: Эволюция человека

Автор: Эрнст Геккель

Дата выхода: 1 августа 2005 [eBook #8700]

Последнее обновление: 5 апреля 2020 г.

Язык: Английский

Кредиты: Продюсеры: Сью Аскер и Дерек Томпсон

*** НАЧАЛО ПРОЕКТА GUTENBERG EBOOK THE EVOLUTION OF MAN ***

Эволюция человека

НАУЧНО-ПОПУЛЯРНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

Эрнст Геккель

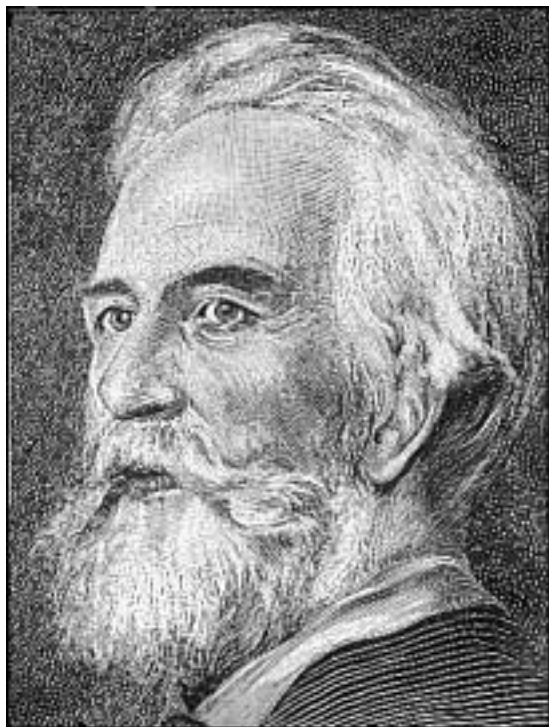
Перевод с пятого (расширенного) издания Джозефа Маккейба

[Издано для Ассоциации рационалистической прессы, Лимитед]

WATTS & CO.

17 Johnson's Court, Fleet Street, London, E.C.

1912



From the Painting by Franz von Lenbach, 1899
(reproduced by "Jugend")

Содержание

СПИСОК ИЛЛЮСТРАЦИЙ

ГЛОССАРИЙ

ПРЕДИСЛОВИЕ ПЕРЕВОДЧИКА

ТАБЛИЦА: КЛАССИФИКАЦИЯ ЖИВОТНОГО МИРА

Глава I. ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ ЗАКОНЫ ОРГАНИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Глава II. СТАРАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

Глава III. СОВРЕМЕННАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

Глава IV. ДРЕВНЯЯ ФИЛОГЕНИЯ

Глава V. СОВРЕМЕННАЯ НАУКА ЭВОЛЮЦИИ

Глава VI. ЯЙЦЕКЛЕТКА - АМЁБА

Глава VII. КОНЦЕПЦИЯ

Глава VIII. ТЕОРИЯ ГАСТРЭА

Глава IX. ГАСТРУЛЯЦИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Глава X. ТЕОРИЯ КЛЮЧА

Глава XI. ПОЗВОНОЧНЫЙ ХАРАКТЕР ЧЕЛОВЕКА

Глава XII. ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ЩИТ - ЗАРОДЫШЕВАЯ ОБЛАСТЬ

Глава XIII. СПИННОЕ ТЕЛО-ВЕНТРАЛЬНОЕ ТЕЛО

Глава XIV. СОЧЛЕНЕНИЯ ТЕЛА

Глава XV. ФЕТАЛЬНЫЕ ОБОЛОЧКИ И КРОВООБРАЩЕНИЕ

Глава XVI. СТРОЕНИЕ ЛАНЦЕТНИКА И МОРСКОЙ КОСАТКИ
Глава XVII. ЭМБРИОЛОГИЯ ЛАНЦЕТНИКА И МОРСКОЙ КОТКИ
Глава XVIII. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ИСТОРИИ НАШЕГО СТЕБЛЯ
Глава XIX. НАШИ ПРОТИСТОВЫЕ ПРЕДКИ
Глава XX. НАШИ ЧЕРВЕОБРАЗНЫЕ ПРЕДКИ
Глава XXI. НАШИ РЫБОПОДОБНЫЕ ПРЕДКИ
Глава XXII. НАШИ ПЯТИПАЛЫЕ ПРЕДКИ
Глава XXIII. НАШИ ОБЕЗЬЯНОПОДОБНЫЕ ПРЕДКИ
Глава XXIV. ЭВОЛЮЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ
Глава XXV. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНОВ ЧУВСТВ
Глава XXVI. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНОВ ДВИЖЕНИЯ
Глава XXVII. ЭВОЛЮЦИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ
Глава XXVIII. ЭВОЛЮЦИЯ СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ
Глава XXIX. ЭВОЛЮЦИЯ ПОЛОВЫХ ОРГАНОВ
Глава XXX. ИТОГИ АНТРОПОГЕНЕЗА

ИНДЕКС

СПИСОК ИЛЛЮСТРАЦИЙ

Рис. 1. Человеческая яйцеклетка
Рис. 2. Стволовая клетка иглокожего
Рис. 3. Три эпителиальные клетки
Рис. 4. Пять колючих или бороздчатых клеток
Рис. 5. Десять печеночных клеток
Рис. 6. Девять звездчатых костных клеток
Рис. 7. Одиннадцать звездчатых клеток
Рис. 8. Неоплодотворенная яйцеклетка иглокожего
Рис. 9. Крупная ветвящаяся нервная клетка
Рис. 10. Клетки крови
Рис. 11. Непрямое или митотическое деление клетки
Рис. 12. Мобильные клетки
Рис. 13. Яйцеклетки различных животных
Рис. 14. Яйцеклетка человека
Рис. 15. Оплодотворенная яйцеклетка курицы
Рис. 16. Ползучая амёба
Рис. 17. Деление амёбы
Рис. 18. Яйцеклетка губки
Рис. 19. Клетки крови, или фагоциты
Рис. 20. Спермии, или сперматозоиды
Рис. 21. Сперматозоиды различных животных
Рис. 22. Одиночный сперматозоид человека
Рис. 23. Оплодотворение яйцеклетки

Рис. 24. Оплодотворенная яйцеклетка иглокожих
Рис. 25. Оплодотворение яйцеклетки звездчатой рыбы
Рис. 26-27. Пропитывание яйцеклетки морского ежа
Рис. 28. Стволовая клетка кролика
Рис. 29. Гастрюляция коралла
Рис. 30. Гастрола гастрэада
Рис. 31. Гастрола червя
Рис. 32. Гастрола иглокожего
Рис. 33. Гастрола членистоногого
Рис. 34. Гастрола моллюска
Рис. 35. Гастрола позвоночного
Рис. 36. Гастрола нижней губки
Рис. 37. Клетки из первичных зародышевых слоев
Рис. 38. Гастрюляция амфиокса
Рис. 39. Гастрола амфиокса
Рис. 40. Расщепление яйцеклетки лягушки
Рис. 41-44. Срезы оплодотворенной яйцеклетки жабы
Рис. 45-48. Гастрюляция саламандры
Рис. 49. Сегментация миноги
Рис. 50. Гастрюляция миноги
Рис. 51. Гастрюляция цератодуса
Рис. 52. Яйцеклетка глубоководной костистой рыбы
Рис. 53. Сегментация костистой рыбы
Рис. 54. Дисковидная гастрола костистой рыбы
Рис. 55-56. Сечения бластулы акулы
Рис. 57. Дискоидная сегментация яйцеклетки птицы
Рис. 58-61. Гастрюляция птицы
Рис. 62. Зародышевый диск ящерицы
Рис. 63-64. Гастрюляция опоссума
Рис. 65-67. Гастрюляция опоссума
Рис. 68-71. Гастрюляция кролика
Рис. 72. Гастрола плацентарного млекопитающего
Рис. 73. Гастрола кролика
Рис. 74-75. Схема четырех вторичных зародышевых слоев
Рис. 76-77. Келомула сагитты
Рис. 78. Сечение молодой сагитты
Рис. 79-80. Сечение амфиокса-ларвея
Рис. 81-82. Сечение амфиокса-ларвея
Рис. 83-84. Хордула амфиокса
Рис. 85-86. Хордула амфибий
Рис. 87-88. Сечение эмбрионов позвоночных
Рис. 89-90. Сечение тельца-эмбриона тритона
Рис. 91. Дорсальная часть трех тритонов-эмбрионов
Рис. 92. Хордула-эмбрион птицы
Рис. 93. Позвоночный эмбрион птицы
Рис. 94-95. Сечение примитивной полоски птенца
Рис. 96. Сечение примитивного желобка кролика
Рис. 97. Сечение примитивного рта человеческого эмбриона
Рис. 98-102. Идеальное примитивное позвоночное

Рис. 103. Избыточные молочные железы
Рис. 104. Греческий гинекомаст
Рис. 105. Разделение дисковидного зародыша млекопитающего
Рис. 106-107. Висцеральная эмбриональная везикула
Рис. 108. Четыре клетки энтодермы
Рис. 109. Две энтодермические клетки
Рис. 110-114. Яйцеклетка кролика
Рис. 115-118. Эмбриональная везикула кролика
Рис. 119. Сечение гастролы четырех позвоночных
Рис. 120. Эмбриональный щиток кролика
Рис. 121-123. Дорсальный щит и эмбриональный щит кролика.
Рис. 124. Келомула амфиокса
Рис. 125. Хордула лягушки
Рис. 126. Сечение эмбриона лягушки
Рис. 127-128. Спинной щиток птенца
Рис. 129. Сечение заднего конца птенца
Рис. 130. Зародышевая область кролика
Рис. 131. Зародыш опоссума
Рис. 132. Эмбриональный щит кролика
Рис. 133. Эмбрион человека на стадии сандала
Рис. 134. Эмбриональный щиток кролика
Рис. 135. Эмбриональный щиток опоссума
Рис. 136. Эмбриональный диск птенца
Рис. 137. Эмбриональный диск высшего позвоночного
Рис. 138-142. Сечения созревающего эмбриона млекопитающего
Рис. 143-146. Сечения эмбриональных птенцов
Рис. 147. Сечение эмбрионального цыпленка
Рис. 148. Сечение передней половины эмбриона птенца
Рис. 149-150. Сечения человеческих эмбрионов
Рис. 151. Сечение эмбриона акулы
Рис. 152. Сечение утиног эмбриона
Рис. 153-155. Подошвенный эмбриональный диск цыпленка
Рис. 156-157. Эмбрион амфиокса
Рис. 158-160. Эмбрион амфиокса
Рис. 161-162. Разрезы эмбрионов акул
Рис. 163. Сечение эмбриона тритона
Рис. 164-166. Позвонки
Рис. 167. Голова эмбриона акулы
Рис. 168-169. Голова зародыша птенца
Рис. 170. Голова эмбриона собаки
Рис. 171. Эмбрион человека на четвертой неделе жизни
Рис. 172. Сечение плеча эмбриона цыпленка
Рис. 173. Сечение тазовой области эмбриона цыпленка
Рис. 174. Развитие ног ящерицы
Рис. 175. Эмбрион человека в возрасте пяти недель
Рис. 176-178. Эмбрионы летучей мыши
Рис. 179. Человеческие эмбрионы
Рис. 180. Эмбрион человека четвертой недели
Рис. 181. Эмбрион человека на пятой неделе

Рис. 182. Сечение хвоста человеческого эмбриона
Рис. 183-184. Препарированный эмбрион человека
Рис. 185. Мисс Джулия Пастрана
Рис. 186-190. Человеческие эмбрионы
Рис. 191. Человеческие эмбрионы от шестнадцати до восемнадцати лет
Рис. 192-193. Человеческий эмбрион четвертой недели
Рис. 194. Эмбрион человека с оболочками
Рис. 195. Схема эмбриональных органов
Рис. 196. Сечение беременной матки
Рис. 197. Эмбрион сиаманг-гиббона
Рис. 198. Сечение беременной матки
Рис. 199-200. Человеческий эмбрион-плацента
Рис. 201. Вителлиновые сосуды в зародышевой области
Рис. 202. Лодкообразный эмбрион собаки
Рис. 203. Лар или белорукий гиббон
Рис. 204. Молодой оранг
Рис. 205. Дикий оранг
Рис. 206. Лысоголовый шимпанзе
Рис. 207. Самка шимпанзе
Рис. 208. Самка гориллы
Рис. 209. Самец гигантской гориллы
Рис. 210. Ланцетник
Рис. 211. Сечение головы ланцетника
Рис. 212. Сечение амфиокса-ларвы
Рис. 213. Схема предшественника
Рис. 214. Сечение молодого амфиокса
Рис. 215. Схема молодого амфиокса
Рис. 216. Поперечный разрез ланцетника
Рис. 217. Сечение через середину ланцетника
Рис. 218. Сечение зародыша примитивной рыбы
Рис. 219. Сечение головы ланцетника
Рис. 220. Организация асцидии
Рис. 221. Организация асцидии
Рис. 222-224. Срезы молодых амфиоксусов-ларвеев
Рис. 225. Аппендикарий
Рис. 226. Хроококк малый
Рис. 227. *Aphanocapsa primordialis*
Рис. 228. *Protamoeba*
Рис. 229. Первоначальная яйцеклетка-клеваж
Рис. 230. Морула
Рис. 231-232. *Magosphaera planula*
Рис. 233. Современные гастрэады
Рис. 234-235. *Prophysema primordiale*
Рис. 236-237. Аскула гастрофиземы
Рис. 238. *Olynthus*
Рис. 239. *Aphanostomum langii*
Рис. 240-241. Турбеллярия
Рис. 242-243. *Chaetonotus*
Рис. 244. Немертинный червь

Рис. 245. Энтеропневст
Рис. 246. Сечение бранхиальной кишки
Рис. 247. Морская минога
Рис. 248. Ископаемая примитивная рыба
Рис. 249. Эмбрион акулы
Рис. 250. Акула-людоед
Рис. 251. Ископаемая акула-ангел
Рис. 252. Зуб гигантской акулы
Рис. 253-255. *Crossopterygii*
Рис. 256. Ископаемый дипневст
Рис. 257. Австралийский дипноуст
Рис. 258-259. Молодой цератодус
Рис. 260. Ископаемая амфибия
Рис. 261. Личинка пятнистой саламандры
Рис. 262. Личинка обыкновенной лягушки
Рис. 263. Ископаемая почтовая амфибия
Рис. 264. Новозеландская ящерица
Рис. 265. *Homœosaurus pulchellus*
Рис. 266. Череп пермской ящерицы
Рис. 267. Череп тероморфа
Рис. 268. Нижняя челюсть примитивного млекопитающего
Рис. 269-270. Орниторинх
Рис. 271. Нижняя челюсть промаммала
Рис. 272. Опоссум, питающийся крабами
Рис. 273. Плодные оболочки человеческого эмбриона
Рис. 274. Череп ископаемого лемура
Рис. 275. Стройный лори
Рис. 276. Белоносая обезьяна
Рис. 277. Бурозубка
Рис. 278-282. Скелеты человека и антропоидных обезьян
Рис. 283. Череп яванского обезьяночеловека
Рис. 284. Разрез кожи человека
Рис. 285. Клетки эпидермиса
Рис. 286. Рудиментарные лакримальные железы
Рис. 287. Молочная железа самки
Рис. 288. Молочная железа новорожденного младенца
Рис. 289. Эмбрион медведя
Рис. 290. Эмбрион человека
Рис. 291. Центральный костный мозг эмбриона человека
Рис. 292-293. Мозг человека
Рис. 294-296. Центральный костный мозг эмбриона человека
Рис. 297. Голова эмбриона цыпленка
Рис. 298. Мозг трех эмбрионов черепахи
Рис. 299. Мозг акулы
Рис. 300. Головной и спинной мозг лягушки
Рис. 301. Мозг эмбриона быка
Рис. 302. Мозг человеческого эмбриона
Рис. 303. Мозг человеческого эмбриона
Рис. 304. Мозг кролика

Рис. 305. Бусина акулы
Рис. 306-310. Головы эмбрионов цыплят
Рис. 311. Сечение рта человеческого эмбриона
Рис. 312. Схема рото-носовой полости
Рис. 313-314. Головы человеческого эмбриона
Рис. 315-316. Лицо человеческого эмбриона
Рис. 317. Глаз человека
Рис. 318. Глаз эмбриона цыпленка
Рис. 319. Сечение глаза человеческого эмбриона
Рис. 320. Ухо человека
Рис. 321. Костный лабиринт
Рис. 322. Развитие лабиринта
Рис. 323. Примитивный череп человеческого эмбриона
Рис. 324. Рудиментарные мышцы уха
Рис. 325-326. Скелет человека
Рис. 327. Позвоночный столб человека
Рис. 328. Кусочек спинного мозга
Рис. 329-330. Спинные позвонки
Рис. 331. Межпозвоночный диск
Рис. 332. Череп человека
Рис. 333. Череп новорожденного ребенка
Рис. 334. Голова-скелет примитивной рыбы
Рис. 335. Черепа девяти приматов
Рис. 336-338. Эволюция плавника
Рис. 339. Скелет передней ноги земноводного
Рис. 340. Скелет руки гориллы
Рис. 341. Скелет руки человека
Рис. 342. Скелет руки шести млекопитающих
Рис. 343-345. Рука и кисть трех антропоидов
Рис. 346. Сечение хвоста рыбы
Рис. 347. Скелет человека
Рис. 348. Скелет гигантской гориллы
Рис. 349. Желудок человека
Рис. 350. Сечение головы эмбриона кролика
Рис. 351. Зубы акулы
Рис. 352. Кишечник человеческого эмбриона
Рис. 353-354. Кишечник эмбриона собаки
Рис. 355-356. Сечения головы миноги
Рис. 357. Висцера человеческого эмбриона
Рис. 358. Красные кровяные тельца
Рис. 359. Сосудистая ткань
Рис. 360. Сечение ствола эмбриона цыпленка
Рис. 361. Мeroциты
Рис. 362. Сосудистая система аннелиды
Рис. 363. Голова эмбриона рыбы
Рис. 364-366. Пять артериальных дуг
Рис. 367-370. Пять артериальных дуг
Рис. 371-372. Сердце эмбриона кролика
Рис. 373-374. Сердце эмбриона собаки

Рис. 375-377. Сердце человеческого эмбриона
Рис. 378. Сердце взрослого человека
Рис. 379. Сечение головы эмбриона цыпленка
Рис. 380. Сечение эмбриона человека
Рис. 381-382. Сечения эмбриона цыпленка
Рис. 383. Эмбрионы сагитты
Рис. 384. Почки бделлостомы
Рис. 385. Сечение эмбрионального щитка
Рис. 386-387. Примитивные почки
Рис. 388. Свиной эмбрион
Рис. 389. Эмбрион человека
Рис. 390-392. Рудиментарные почки и половые органы
Рис. 393-394. Мочевые и половые органы саламандры
Рис. 395. Примитивные почки эмбриона человека
Рис. 396-398. Мочевые органы эмбрионов быка
Рис. 399. Половые органы водяного крота
Рис. 400-401. Первоначальное положение половых желез
Рис. 402. Мочеполовая система эмбриона человека
Рис. 403. Сечение яичника
Рис. 404-406. Граафовы фолликулы
Рис. 407. Созревший граафиевый фолликул
Рис. 408. Человеческая яйцеклетка

ГЛОССАРИЙ

Акрания: животные без черепа (*краниума*).

Антропогенез: эволюция (*генезис*) человека (*антропос*).

Антропология: наука о человеке.

Archi-: (в соединениях) первый или типичный - как, например, *archi-cytula*, *archi-gastrula* и т. д.

Биогения: наука о генезисе жизни (*bios*).

Взрывной: (в соединениях) относящийся к раннему зародышу (*blastos* = a bud); отсюда:-.

Бластодерма: кожа (*derma*) или окружающий слой эмбриона.

Бластосфера: эмбрион на стадии полого шара.

Бластула: то же, что и предыдущий.

Эпибласт: наружный слой эмбриона (эктодерма).

Гипобласт: внутренний слой эмбриона (энтодерма).

Бранхиальный: относящийся к жабрам (*branchia*).

Карио-: (в соединениях) относящийся к ядру (*карион*); отсюда:-.

Кариокинезы: движение ядра.

Кариолиз: растворение ядра.

Кариоплазма: вещество ядра.

Центролецитальный: см. в разделе "Лецитальный".

Хордария и хордония: животные со спинной хордой или задней костью.

Coelom или **Coeloma:** полость тела у эмбриона; отсюда:-.

Coelenterata: животные без полости тела.

Coelomaria: животные с полостью тела.

Coelomation: образование полости тела.

Cyto-: (в соединениях) относящийся к клетке (*cytos*); отсюда:-.

Цитобласт: ядро клетки.

Цитоды: клеточные тела, несовершенные клетки.

Цитоплазма: вещество тела клетки.

Цитосома: тело (*сома*) клетки.

Крипторхизм: аномальное удержание яичек в теле.

Деутоплазма: см. **плазма**.

Дуализм: вера в существование двух совершенно различных принципов (например, материи и духа).

Дистеология: наука о тех особенностях организмов, которые опровергают "аргумент о дизайне".

Эктодерма: наружный (*екто*) слой эмбриона.

Энтодерма: внутренний (*энто*) слой зародыша.

Эпидерма: наружный слой кожи.

Эпигенез: теория постепенного развития органов у эмбриона.

Эпифиз: третий или центральный глаз у ранних позвоночных.

Эписома: см. **сома**.

Эпителий: ткани, покрывающие поверхность частей тела (например, рта и т. д.).

Гонады: половые железы.

Гонохоризм: разделение мужского и женского полов.

Гонотомы: отделы половых желез.

Гинекомаст: мужчина с женской грудью (*masta*) (*gyne*).

Гепатический: относящийся к печени (*hepar*).

Голобластический: зародыш, в котором животные и растительные клетки делятся поровну (*holon* = whole).

Гипермастия: наличие груди больше, чем обычно (*masta*).

Гипобранхиальный: под жабрами (*гипо*).

Гипофиз: чувствительный отросток от мозга у позвоночных.

Гипосома: см. **сома**.

Лецит: относящийся к желтку (*lecithus*); отсюда:-.

Центролецитальные: яйца с желтком в центре.

Лецитома: желточный мешок.

Телолецитальные: яйца с желтком на одном конце.

Меробластический: расщепляющий только часть (*мерон*).

Мета-: (в соединениях) "после" или вторичная стадия; отсюда:-.

Метагастр: вторичный или постоянный кишечник (*гастр*).

Метаплазма: вторичная или дифференцированная плазма.

Метастома: вторичный или постоянный рот (*стома*).

Metazoa: высшие или поздние животные, состоящие из множества клеток.

Metovum: зрелая или развитая яйцеклетка.

Метамера: сегменты, на которые распадается эмбрион.

Метамеризм: сегментация зародыша.

Monera: самые примитивные одноклеточные организмы.

Монизм: вера в фундаментальное единство всего сущего.

Морфология: наука об органических формах (в целом эквивалентна анатомии).

Миотомы: сегменты, на которые делятся мышцы.

Nephra: почки; отсюда:-.

Nephridia: рудиментарные почечные органы.

Нефротомы: сегменты развивающихся почек.

Онтогенез: наука о развитии индивидуума (в целом эквивалентна эмбриологии).

Перигенез: генезис движений в жизненно важных частицах.

Фагоциты: клетки, поглощающие пищу (*phagein* = to eat).

Филогенез: наука об эволюции видов (*φιλ*).

Планоциты: клетки, которые двигаются (*planein*).

Плазма: коллоидная или желеобразная материя, из которой состоят организмы; отсюда:-.

Кариоплазма: вещество ядра (*карион*).

Цитоплазма: вещество тела клетки.

Деутоплазма: вторичная или дифференцированная плазма.

Метаплазма: вторичная или дифференцированная плазма.

Протоплазма: примитивная или недифференцированная плазма.

Плазон: простейшая форма плазмы.

Пластидулы: мелкие частицы плазмы.

Полиспермизм: проникновение более чем одного сперматозоида в яйцеклетку.

Pro- или **Prot:** (в соединениях) более ранняя форма (в противоположность **Meta**); отсюда:-.

Прохорион: первая форма хориона.

Progaster: первый или примитивный желудок.

Pronephridia: ранняя форма почек.

Prorenal: ранняя форма почек.

Простома: первый или примитивный рот.

Протисты: самые ранние или одноклеточные организмы.

Provertebræ: самая ранняя стадия позвоночных.

Protophyta: примитивные или одноклеточные растения.

Протоплазма: недифференцированная плазма.

Protozoa: примитивные или одноклеточные животные.

Почечный: относящийся к почкам (*renes*).

Скатуляция: упаковка или укладка в коробку (*scatula* = коробка).

Склеротомы: сегменты, на которые распадается примитивный скелет.

Сома: тело; отсюда:-.

Цитосома: тело клетки (*цитос*).

Эписома: верхняя или задняя половина эмбрионального тела.

Сомиты: сегменты эмбрионального тела.

Гипосома: нижняя или брюшная половина эмбрионального тела.

Телеология: вера в замысел и цель (*telos*) в природе.

Телоцитарный: см. **лецит**.

Пупочный: относящийся к пупку (*umbilicus*).

Вителлиновый: относящийся к желтку (*vitellus*).

ПРЕДИСЛОВИЕ

[BY JOSEPH MCCABE]

Работа, которую мы предлагаем вниманию каждого читателя, владеющего английским языком, является одним из лучших произведений ее выдающегося автора. Первое издание появилось в 1874 году. В то время убежденность в естественной эволюции человека была еще менее развита в Германии, чем в Англии, и работа вызвала бурю споров. Теологи, забывая о самых обычных фактах нашего индивидуального развития, с глубочайшим презрением отзывались о теории, согласно которой Лютер или Гете могли быть результатом

развития из крошечной частицы протоплазмы. Эта работа, по словам одного из самых выдающихся из них, была "пятном позора на эмблеме Германии". Сегодня с ее выводами согласны влиятельные духовные лица, такие как декан Вестминстера, и почти все известные в Европе биологи и антропологи. Сегодня в биологической литературе эволюция - это не вывод, сделанный с большим трудом, а непреложная истина.

Даже в первом издании книги было достаточно доказательств, подтверждающих этот вывод. Но в каждом десятилетии появлялись новые факты, неизменно подтверждающие общую истину об эволюции человека, а порой и уточняющие линию развития. Профессор Геккель воплотил их в последовательных изданиях своего труда. В пятом издании, переводом которого является эта книга, можно найти ссылки на самые последние факты, касающиеся эволюции человека, например, открытие замечательного эффекта смешивания человеческой крови с кровью антропоидной обезьяны. Более того, обширная серия иллюстраций была значительно улучшена и расширена; ни одна научная работа, изданная по цене, отдаленно приближающейся к цене настоящего издания, не имеет столь обильного и превосходного количества иллюстраций. Когда несколько лет назад книга вышла в Германии, один выдающийся биолог написал во *"Франкфуртер цайтунг"*, что она обеспечит бессмертие ее автору, самому известному критику идеи бессмертия. А рецензент *Daily Telegraph* назвал английскую версию "прекрасным изданием монументального труда Геккеля" и "изданием, достойным темы и автора".

Влияние такой работы, одной из самых конструктивных, когда-либо написанных Геккелем, должно распространиться не только на несколько сотен читателей, способных приобрести дорогие тома оригинального издания. Немногие страницы в истории науки являются более захватывающими и в целом поучительными, чем эта великая картина "формирующегося человечества". Горизонт разума здорового расширяется, когда мы следуем за прожектором науки по огромным проспектам прошлого времени и смотрим на безлюдные формы, которые входят в линию наших предков или иллюстрируют ее. И если воображение отшатывается от странных и отдаленных фигур, освещенных нашим прожектором, и не решается принять их за формы предков, наука откидывает другую завесу и открывает нам другую картину. Она показывает нам, что каждый из нас в своем эмбриональном развитии проходит через ряд форм, едва ли менее безлюдных и незнакомых. Более того, она прослеживает параллель между этими двумя сериями форм. Она показывает нам человека, начинающего свое существование в яичнике женского младенца, как маленькое и простое пятнышко желеобразной плазмы. Она показывает нам (по аналогии), как оплодотворенная яйцеклетка разбивается на скопление сросшихся клеток, складывается и изгибается, пока лишенный конечностей, головы и длинного хвоста зародыш не становится похожим на червеобразное тело. Затем он указывает, как появляются жаберные щели и соответствующие кровеносные сосуды, как у низшей рыбы, а конечности, похожие на плавники, отпочковываются и превращаются в конечности, и так далее, пока после очень четкой обезьяньей стадии из череды преобразований не вырисовывается определенная человеческая форма.

Именно этим эмбриологическим доказательствам нашей эволюции посвящен настоящий том. В работе есть иллюстрации, которые с первого взгляда делают этот вопрос ясным. Возможно, даже *слишком* ясно; ведь простота идеи и стремление применить ее в любой ситуации привели к тому, что многие, кто поспешно заимствует Геккеля, оказались не в своей научной тарелке. Геккель никогда не разделял их ошибок и не поощрял их поверхностность. Он с самого начала настаивает на том, что полной параллели ожидать не приходится. Эмбриональная жизнь сама по себе подвержена эволюции. Хотя существует общий и существенный закон - как признает большинство наших английских и

американских авторитетов, - что эмбриональный ряд форм напоминает ряд форм предков, параллель эта размыта и часто искажена. Мы должны опираться не на очевидное сходство эмбрионов различных животных и их общее сходство с нашими вымершими предками в том или ином органе. Необходимо тщательно изучить различные стадии, через которые проходят все эмбрионы, и попытаться доказать их реальную идентичность, а значит, и генеалогическую связь.

Это очень тонкая и деликатная задача. Многие ученые работали над ней вместе с профессором Геккелем - достаточно назвать наших профессора Бальфура и профессора Рэя Ланкестера, - и схема уже достаточно завершена. Но читатель не должен ожидать, что даже такой ясный писатель, как Геккель, сможет описать эти сложные процессы, не требуя от него самого пристального внимания. Большинство глав настоящего тома (а второй том будет не таким трудным) легко понятны всем; но есть моменты, в которых линия аргументации неизбежно оказывается тонкой и сложной. В надежде на то, что большинство читателей смогут овладеть даже этими более трудными главами, я вкратце изложу характерную аргументацию этой работы. Отличительными заслугами Геккеля в отношении эволюции человека были: (1) построение полного дерева предков, хотя, конечно, некоторые этапы в нем чисто предположительны и не окончательны; (2) прослеживание замечательного воспроизведения форм предков в эмбриональном развитии индивидуума. Естественно, он не работал в одиночку ни в том, ни в другом отделе. Во втором томе этой работы будет воплощено первое из этих двух достижений; настоящий же том посвящен главным образом последнему. Читателю будет полезно ознакомиться с кратким изложением аргументации и объяснением некоторых основных терминов, придуманных или используемых автором.

Основная тема работы заключается в том, что в процессе своего эмбрионального развития все животные, включая человека, быстро и грубо проходят через ряд форм, которые представляют собой последовательность их предков в прошлом. После тщательного и всестороннего изучения эмбриональных явлений Геккель вывел "закон" (в обычном научном смысле), который назвал "биогенетическим законом", или главным законом, относящимся к эволюции (*генезису*) жизни (*bios*). Этот закон широко и все более широко признается эмбриологами и зоологами. Достаточно процитировать недавнее заявление великого американского зоолога, президента Д. Старра Джордана: "Конечно, верно, что история жизни индивидуума является воплощением истории жизни расы"; а выдающийся немецкий зоолог (Sarasin) назвал его таким же полезным для биолога, как спектральный анализ для астронома.

Но воспроизведение предковых форм в ходе эмбрионального развития далеко не всегда очевидно и даже не всегда присутствует. Многие эмбриональные фазы вообще не напоминают предковые. Возможно, первоначально они и были таковыми, но мы должны помнить, что сама эмбриональная жизнь подвергалась адаптивным изменениям на протяжении миллионов лет. Все это четко объясняет профессор Геккель. Пока же я хотел бы убедить читателя в том, как важно с самого начала закрепить это различие. Он должен тщательно ознакомиться со значением пяти терминов. *Биогения* - это развитие жизни в целом (как отдельной особи, так и вида), или науки, описывающие его. *Онтогения* - это развитие (эмбриональное и постэмбриональное) особи (*на*), или науки, описывающие его. *Филогенез* - это развитие расы или стебля (*phulon*), или науки, описывающей его. Грубо говоря, *под онтогенией* можно понимать эмбриологию, а *под филогенией* - то, что мы обычно называем эволюцией. Далее, эмбриональные явления иногда воспроизводят формы предков, и тогда их называют *палингенетическими* (от *palin* = снова): иногда они не напоминают формы предков, а являются более поздними модификациями в результате

адаптации, и тогда их называют *кеногенетическими* (от *kenos* = новый или чужой). Эти термины сейчас широко используются, но читатель Геккеля должен понимать их досконально.

Первые пять глав представляют собой легкое изложение истории эмбриологии и эволюции. Шестая и седьмая дают столь же ясный отчет о половых элементах и процессе зачатия. Но некоторые из последующих глав должны касаться эмбриональных процессов, настолько незнакомых, и проходить их через такой широкий круг животных в коротком пространстве, что, несмотря на 200 иллюстраций, они вызовут затруднения у многих читателей. Поскольку наша цель - обеспечить не поверхностное согласие с выводами, а честное понимание истин науки, мы сохранили эти главы. Однако я дам краткое и четкое изложение аргументов, чтобы читатель с небольшим количеством свободного времени мог осознать их ценность.

Когда яйцеклетка животного оплодотворена, она делится и подразделяется, пока не образуется скопление слипшихся клеток, внешне не напоминающее малину или шелковицу. Это стадия *морулы* (= шелковицы). Скопление становится полым или заполненным жидкостью в центре, а все клетки поднимаются на поверхность. Это стадия *бластулы* (полого шара). Затем одна половина скопления сгибается или складывается на другую, как это можно сделать с тонким шариком из резины, и мы получаем вазообразное тело с полым внутренним пространством (первый желудок, или "примитивная кишка"), открытым ртом (первый, или "примитивный рот") и стенкой, состоящей из двух слоев клеток (два "зародышевых слоя"). Это стадия *гастроулы* (желудка), а процесс ее формирования называется *гастроляцией*. Взглянув на иллюстрацию (рис. 29), вы поймете это.

Вот и все, что касается эмбрионального процесса как такового. Применение его к эволюции было долгой и кропотливой задачей. Вкратце, необходимо было показать, что все многоклеточные животные прошли через эти три стадии, чтобы наш биогенетический закон позволил нам распознать в них реминисценции предковых форм. Этой работе посвящены главы VIII и IX. Трудность можно представить следующим образом: По мере того как мы достигаем высших животных, яйцеклетка должна вбирать в себя большое количество желтка, которым она может питаться в процессе развития. Вспомните птичье "яйцо". В результате этого зародыш (*морула* и *бластула*) сплющивается с самого начала и приобретает, на первый взгляд, совершенно иной вид, чем у низших животных. Когда мы переходим на стадию рептилий и птиц, большой желток почти исчезает (зародыш теперь снабжается кровью от матери), но форма зародыша уже окончательно изменена, и в нем появился ряд новых эмбриональных процессов (мембраны, соединения кровеносных сосудов и т. д.). Поэтому проследить идентичность этого процесса *гастроляции* у всех животных было нелегкой задачей. Однако это было сделано, и с помощью этого введения читатель сможет проследить за доказательством. Вывод очень важен. Если все животные проходят через любопытную стадию *гастроулы*, то это должно быть связано с тем, что у них был общий предок такого рода. Этому предположительному предку (он жил до начала периода окаменения) Геккель дал название *Gastræa*, и во втором томе мы увидим ряд живых животных этого типа ("*gastræads*").

Та же линия аргументации прослеживается и в следующей главе. После кропотливых и тщательных исследований (хотя эта стадия, как правило, не признается в том же смысле, что и предыдущая) была открыта четвертая общая стадия, получившая название "*бластула*" (*Cœlomula*). Бластула имела один слой клеток - *бластодерму* (*derma* = кожа): *гастроула* - два слоя, *эктодерму* ("внешняя кожа") и *энтодерму* ("внутренняя кожа"). Теперь формируется третий слой (*мезодерма* = средняя кожа), в результате роста внутрь двух мешочков или складок кожи. Мешочки сливаются вместе и образуют единую полость (полость тела, или

coelom), а две ее стенки - это два свежих "зародышевых слоя". Опять же, необходимо доказать идентичность этого процесса у всех высших классов животных, и когда это будет сделано, мы получим еще одну предковую стадию - *Coelomæa*.

Остается построить сложный каркас высших животных - всегда показывая идентичность процесса (от которого зависит эволюционный аргумент) в чрезвычайно разных условиях эмбриональной жизни из четырех "зародышевых слоев". Глава IX подготавливает нас к работе, давая нам очень четкое представление об основном строении позвоночного животного и о вероятном общем предке всех позвоночных (небольшой рыбе типа ланцетника). Далее в главах XI-XIV построение осуществляется шаг за шагом. Теперь работа упростилась, поскольку мы оставили без внимания всех беспозвоночных животных; но из четырех простых слоев нужно создать так много органов, что читатель должен действовать осторожно. Во втором томе каждый из этих органов будет рассмотрен отдельно, и будет проведена параллель между его эмбриональным и филогенетическим (эволюционным) развитием. Широкий читатель может подождать этого, чтобы получить полное представление. А пока удивительная история создания всех наших органов в течение нескольких недель (человеческий каркас полностью сформирован, хотя и меньше двух дюймов в длину, к двенадцатой неделе) из столь простого материала полна интереса. Было бы бесполезно пытаться кратко описать этот процесс. Четыре главы сами по себе являются кратким изложением этого процесса, а восемьдесят прекрасных иллюстраций сделают его достаточно понятным. Последняя глава продолжает рассказ до того момента, когда человек наконец-то расстается с антропоидной обезьяной, и дает полный отчет о мембранах или оболочках, окутывающих его в утробе матери, и о связи с матерью.

В заключение я хотел бы призвать читателя ознакомиться с полным изданием этой работы, возможно, в его бесплатной библиотеке, после того как он прочитает настоящее сокращенное издание. Значительная часть текста была сокращена, чтобы выпустить работу по нашей популярной цене, а прекрасные иллюстрации полного издания были опущены. Читатель найдет огромную помощь, если сможет обратиться к библиотечному изданию.

ДЖОЗЕФ МАККАБИ

Криклвуд, март, 1906 г.

КЛАССИФИКАЦИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ГЕККЕЛЯ

одноклеточные животные (Protozoa)

1. Безъядерные	Бактерии Протамебæ	Monera
2. Ядерные	a. Rhizopoda b. Инфузории	Amœbina Радиолярии Flagellata Ciliata
3. Колонии клеток	Каталлакты Бластеады	

Одноклеточные животные (Protozoa)

I
Cœlenterata,
или **зоофиты.**
Животные без
полости тела,
крови или ануса.

a. Gastræads

Gastremaria

Cyemaria

b. Губки

Protospongiæ

Metaspongiæ

c. Cnidaria
(жалящие
животные)

Гидрозои

Полипы

Medusæ

d. Platodes
(плоские черви)

Platodaria

Turbullaria

Trematoda

Cestoda

II
Cœlomaria или
Двустворчатые.
Животные с
полостью тела и
анусом, и, как
правило
кровью.

a. Vermalia
(червеобразные)

Rotatoria

Стронгилярия

Prosopygia

Фронтония

b. Моллюски

Cochlides

Конхиды

Teuthodes

c. Членистоногие

Annelida

Ракообразные

Tracheata

d. Иголкожие

Monorchonia

Пенторхония

e. Туникаты

Copelata

Ascidia

Thalidia

f. Позвоночные

I. Акрания-ланцетник
(без черепа)

II. Craniota

(с черепом)

a. Циклостомы

("кругломордые")

b. Рыбы

Selachii

Ганоиды

Телеосты

Дипноусы

c. Amphibia

d. Рептилии

e. Птицы

f. Млекопитающие

Однопроходные

Сумчатые

Плацентарные:

Грызуны

Копытные

Копытные

Китообразные
Sirenia
Насекомоядные
Cheiroptera
Carnassia
Приматы

(Эта классификация приводится для того, чтобы объяснить использование терминов Геккелем в данном томе. Читатель должен иметь в виду, что она значительно отличается от более современных схем классификации. Ему следует сравнить ее со схемой, разработанной профессором Э. Рэем Ланкестером).

ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА

Глава I.

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЙ ЗАКОН ОРГАНИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Область природных явлений, с которой я познакомлю своих читателей в следующих главах, занимает совершенно особое место в широкой сфере научных исследований. Нет такого объекта исследования, который бы более близко касался человека и знание которого было бы для него более приемлемым, чем его собственный организм. Но среди всех различных отраслей естественной истории человечества, или *антропологии*, история его развития естественным путем должна вызывать самый живой интерес. Она дает нам ключ к великим мировым загадкам, над которыми человеческий разум трудился на протяжении тысячелетий. Проблема природы человека, или вопрос о месте человека в природе, и связанные с этим вопросы о прошлом, ранней истории, нынешнем положении и будущем человечества - все эти важнейшие вопросы непосредственно и тесно связаны с той отраслью исследований, которую мы называем наукой об эволюции человека, или, одним словом, "антропогенезом" (генезисом человека). Удивительно, но факт: наука об эволюции человека до сих пор не вошла в систему общего образования. Фактически, образованные люди даже в наши дни по большей части совершенно не знают важных истин и удивительных явлений, которые открывает нам антропогенез.

В качестве иллюстрации этого любопытного положения вещей можно указать на то, что большинство тех, кого принято считать "образованными" людьми, не знают, что каждый человек развивается из яйца, или яйцеклетки, и что это яйцо представляет собой одну простую клетку, как и любое другое яйцо растений или животных. Они также не знают, что в процессе развития этой крошечной круглой яйцеклетки сначала формируется тело, которое совершенно не похоже на человеческое и не имеет с ним ни малейшего сходства. Большинство из них никогда не видели такой человеческий эмбрион в более ранний период его развития и не знают, что он совершенно неотличим от эмбрионов других животных. Сначала эмбрион представляет собой не более чем круглое скопление клеток, затем он превращается в простую полую сферу, стенка которой состоит из слоя клеток. В дальнейшем он очень близко приближается к анатомическому строению ланцетника, затем к строению рыбы, и снова к типичному строению амфибий и млекопитающих. По мере дальнейшего развития появляется форма, похожая на те, которые мы находим на низшей стадии жизни млекопитающих (например, утконос), затем форма, напоминающая сумчатых, и только на поздней стадии форма, имеющая сходство с обезьяной; пока, наконец, не появляется определенная человеческая форма, которая завершает серию трансформаций. Эти

наводящие на размышления факты, как я уже говорил, до сих пор почти неизвестны широкой публике - настолько неизвестны, что при случайном упоминании их ставят под сомнение или прямо отрицают как сказку. Все знают, что бабочка появляется из куколки, а куколка - из совсем другой штуки, называемой личинкой, а личинка - из яйца бабочки. Но мало кто, кроме медиков, знает, что *человек* в процессе своего индивидуального становления проходит через ряд превращений, которые не менее удивительны и чудесны, чем знакомые нам метаморфозы бабочки.

Одно лишь описание этих удивительных изменений, через которые проходит человек в течение своей эмбриональной жизни, должно вызвать немалый интерес. Но ум испытает гораздо большее удовлетворение, когда мы проследим эти любопытные факты до их причин и научимся видеть в них природные явления, имеющие огромное значение во всей области человеческого знания. Они проливают свет прежде всего на "естественную историю творения", затем на психологию, или "науку о душе", а через нее - на всю философию. А поскольку общие результаты каждой отрасли исследований подводятся в философии, все науки, в свою очередь, оказываются в большей или меньшей степени затронуты и подвержены влиянию изучения эволюции человека.

Но когда я говорю, что предлагаю представить здесь наиболее важные черты этих явлений и проследить их до их причин, я понимаю этот термин и свою задачу в гораздо более широком смысле, чем обычно. Лекции, которые читались на эту тему в университетах за последние полвека, были предназначены почти исключительно для медиков. Конечно, медик имеет наибольший интерес в изучении происхождения человеческого тела, которым он ежедневно занимается. Но я не должен приводить здесь специальное описание эмбриональных процессов в том виде, в каком оно давалось до сих пор, поскольку большинство моих читателей не изучали анатомию и вряд ли им будет поручена забота о взрослом организме. Я должен довольствоваться изложением некоторых частей предмета только в общих чертах и не вдаваться во все чудесные, но очень сложные и нелегко описываемые детали, которые встречаются в истории развития человеческого организма. Чтобы понять их в полной мере, необходимо знание анатомии. Я постараюсь быть как можно более простым в общении с этой отраслью науки. Действительно, достаточно общее представление о ходе эмбрионального развития человека можно получить, не слишком вдаваясь в анатомические подробности. Я верю, что мы сможем пробудить в этой деликатной области исследований такой же интерес, какой уже был возбужден в других отраслях науки; хотя здесь мы встретим больше препятствий, чем в других местах.

История эволюции человека, как она до сих пор излагалась студентам-медикам, обычно ограничивалась эмбриологией - правильнее сказать, *онтогенетией*, или наукой о развитии отдельного человеческого организма. Но это лишь первая часть нашей задачи, первая половина истории эволюции человека в том широком смысле, в котором мы понимаем ее здесь. Мы должны добавить в качестве второй половины другую, не менее важную и интересную ветвь науки об эволюции человеческого ствола - *филогенез*: это можно назвать наукой об эволюции различных форм животных, из которых в течение бесчисленных веков развился человеческий организм. Сейчас все знают о большой научной активности, вызванной публикацией "*Происхождения видов*" Дарвина в 1859 году. Главным прямым следствием этой публикации стало новое исследование происхождения человеческой расы, которое неопровержимо доказало нашу постепенную эволюцию от низших видов. Мы называем филогенетикой науку, которая описывает это восхождение человека из низших слоев животного мира. Главным источником, из которого она черпает факты, является "онтогенетия", или эмбриология, наука о развитии отдельного организма. Кроме того, она

черпает значительную поддержку из *палеонтологии*, или науки об ископаемых останках, и еще большую - из сравнительной анатомии, или *морфологии*.

Эти две ветви нашей науки - с одной стороны, онтогенез, или эмбриология, и с другой - филогенез, или наука о расовой эволюции, - самым тесным образом связаны между собой. Одна из них не может быть понята без другой. Только когда эти две ветви полностью взаимодействуют и дополняют друг друга, "биогенез" (или наука о генезисе жизни в самом широком смысле) достигает ранга философской науки. Связь между ними не внешняя и поверхностная, а глубокая, внутренняя, причинно-следственная. Это открытие, сделанное недавними исследованиями, наиболее четко и правильно выражено во всеобъемлющем законе, который я назвал "фундаментальным законом органической эволюции", или "фундаментальным законом биогенеза". Этот общий закон, к которому мы будем постоянно возвращаться и от признания которого зависит все понимание истории эволюции, можно кратко выразить фразой: "История плода - это повторение истории расы"; или, другими словами, "Онтогенез - это повторение филогенеза". Более полно это можно выразить следующим образом: Серия форм, через которые проходит индивидуальный организм во время своего развития от яйцеклетки до полной телесной структуры, является кратким, сжатым повторением длинной серии форм, через которые прошли животные предки данного организма, или предковые формы вида, с самого раннего периода органической жизни и до наших дней.

Причинный характер отношений, связывающих эмбриологию со стволовой историей, обусловлен действием наследственности и адаптации. Когда мы правильно поняли их и признали их огромное значение в формировании организмов, мы можем пойти дальше и сказать: Филогенез является механической причиной онтогенеза. ^[1] Другими словами, развитие ствола, или расы, является, в соответствии с законами наследственности и адаптации, причиной всех изменений, которые в сжатой форме проявляются в эволюции плода.

[1] Термин "генезис", который встречается повсюду, означает, конечно, "рождение" или происхождение. Из этого мы получаем: Биогенез = происхождение жизни (*bios*); Антропогенез = происхождение человека (*anthropos*); Онтогенез = происхождение индивида (*on*); Филогенез = происхождение вида (*phulon*); и так далее. В каждом случае термин может относиться к самому процессу или к науке, описывающей этот процесс. - Переводчик.

Цепь разнообразных животных форм, которые представляют собой предков каждого высшего организма или даже человека, согласно теории происхождения, всегда образует единое целое. Мы можем обозначить этот непрерывный ряд форм буквами алфавита: А, В, С, D, Е и т. д. до Z. В явном противоречии с тем, что я сказал, история развития индивидуума, или онтогенез большинства организмов, предлагает наблюдателю только часть этих форм; так что дефектный ряд эмбриональных форм будет выглядеть следующим образом: А, В, D, F, H, K, M и т. д.; или, в других случаях, В, D, H, L, M, N и т. д. Здесь, как правило, выпадает несколько эволюционных форм из первоначального ряда. Более того, мы часто обнаруживаем - продолжая иллюстрацию из алфавита - те или иные буквы исходной серии предков, представленные соответствующими буквами из другого алфавита. Так, вместо римских В и D мы часто имеем греческие В и Δ. В этом случае текст биогенетического закона был искажен, как и в предыдущем случае. Но, несмотря на все это, ряд предковых форм остается неизменным, и мы в состоянии выявить его первоначальный цвет.

В действительности между двумя эволюционными рядами всегда существует определенная параллель. Но она затушевывается тем, что в эмбриональной последовательности

отсутствует многое из того, что, несомненно, существовало в более ранней предковой последовательности. Если бы параллель двух рядов была полной и если бы этот великий фундаментальный закон, утверждающий причинную связь между онтогенезом и филогенезом в собственном смысле слова, был непосредственно доказуем, нам нужно было бы только определить с помощью микроскопа и препаровального ножа ряд форм, через которые проходит оплодотворенная яйцеклетка в своем развитии; тогда мы имели бы перед собой полную картину замечательного ряда форм, которые наши животные предки последовательно принимали с момента зарождения органической жизни до появления человека. Но такое повторение истории предков отдельной особью в ее эмбриональной жизни очень редко бывает полным. Мы не часто находим свой полный алфавит. В большинстве случаев соответствие очень несовершенно, оно сильно искажено и фальсифицировано по причинам, которые мы рассмотрим позже. Таким образом, в большинстве случаев мы не можем детально определить, изучая эмбриологию, все различные формы, которые принимали предки того или иного организма; обычно - и особенно в случае с человеческим плодом - мы сталкиваемся с многочисленными пробелами. Правда, большинство из этих пробелов мы можем удовлетворительно заполнить с помощью сравнительной анатомии, но мы не можем сделать это на основе непосредственного эмбриологического наблюдения. Поэтому важно, чтобы в процессе эмбрионального развития человека мы обнаружили большое количество форм низших животных. В этих случаях мы можем с максимальной уверенностью делать выводы о природе предковой формы на основании особенностей формы, которую эмбрион принимает на мгновение.

Приведем несколько примеров: из того факта, что человеческая яйцеклетка представляет собой простую клетку, мы можем сделать вывод, что первым предком нашего вида было крошечное одноклеточное существо, что-то вроде амёбы. Точно так же, исходя из того, что человеческий зародыш состоит вначале из двух простых клеточных слоев (*гастроула*), мы знаем, что *гастроула*, форма с двумя такими слоями, несомненно, была в ряду наших предков. Более поздняя человеческая эмбриональная форма (*хордула*) столь же ясно указывает на червеобразного предка (*прохордонию*), ближайшего живого родственника которого мы находим среди настоящих асцидий. За ней следует важнейшая эмбриональная стадия (*acrania*), на которой наш безголовый *foetus* представляет, в основном, строение ланцетника. Но мы можем лишь косвенно и приблизительно, с помощью сравнительной анатомии и онтогении, предположить, какие низшие формы входят в цепь наших предков между *гастроулой* и *хордулой*, а также между ними и ланцетником. В ходе исторического развития постепенно выпало много промежуточных структур, которые, несомненно, должны были быть представлены в нашем предке. Но, несмотря на эти многочисленные и порой весьма ощутимые пробелы, противоречия между двумя преемственностями нет. На самом деле, главная цель этой работы - доказать реальную гармонию и изначальный параллелизм этих двух истоков. Я надеюсь показать, опираясь на существенную базу фактов, что мы можем сделать самые важные выводы о нашем генеалогическом древе на основе фактических и легко обнаруживаемых серий эмбриональных изменений. Тогда мы сможем составить общее представление о богатстве животных форм, которые фигурировали в прямой линии наших предков в длительной истории органической жизни.

В этой эволюционной оценке фактов эмбриологии мы, конечно, должны особенно тщательно и четко различать примитивные, палингенетические (или предковые) эволюционные процессы и процессы, обусловленные кеногенезом. ^[2]Под палингенетическими процессами, или эмбриональными *рекапитуляциями*, мы понимаем все те явления в развитии особи, которые передаются из поколения в поколение наследственности и

которые, таким образом, позволяют нам делать прямые выводы о соответствующих структурах в развитии вида. С другой стороны, мы называем *ценогенетическими* процессами, или эмбриональными *вариациями*, все те явления в развитии плода, которые не могут быть отнесены к наследованию от более ранних видов, но обусловлены адаптацией плода, или младенческой формы, к определенным условиям его эмбрионального развития. Эти ценогенетические явления являются чужеродными или более поздними дополнениями; они не позволяют нам делать прямые выводы о соответствующих процессах в истории наших предков, а скорее мешают нам это сделать.

[2] Палингенез = новое рождение, или реинкарнация (*palin* = снова, *genesis* или *genea* = развитие); отсюда его применение к явлениям, которые повторяются наследственностью от более ранних предковых форм. Кеногенез = чужеродное или незначительное развитие (*kenos* и *genea*); следовательно, те явления, которые приходят позже в истории жизни, чтобы нарушить унаследованную структуру, путем нового приспособления к окружающей среде.- Переводчик.

Эта тщательная дискриминация между первичными или палингенетическими процессами и вторичными или кеногенетическими имеет большое значение для целей научной истории вида, которая должна сделать выводы из имеющихся фактов эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии относительно процессов формирования вида в далеком прошлом. Это имеет такое же значение для изучающего эволюцию, как тщательное различие подлинных и поддельных текстов в работах древнего писателя или очищение настоящего текста от интерполяций и изменений для изучающего филологию. Правда, это различие еще не до конца осознано многими учеными. Со своей стороны, я считаю его первым условием для формирования любого справедливого представления об эволюционном процессе и полагаю, что в соответствии с ним мы должны разделить эмбриологию на два раздела - палингенез, или науку о повторяющихся формах, и кеногенез, или науку о сменяющих друг друга структурах.

Чтобы сразу привести несколько примеров из науки о происхождении человека, иллюстрирующих это важное различие, я могу назвать следующие процессы в эмбриологии человека и всех высших позвоночных как *палингенетические*: формирование двух первичных зародышевых слоев и примитивного кишечника, неразделенная структура спинной нервной трубки, появление простого осевого стержня между средней трубкой и кишечником, временное формирование жаберных лепестков и дуг, примитивных почек и так далее.^[3] Все эти и многие другие важные структуры явно передавались по наследству от ранних предков млекопитающих и, следовательно, являются прямыми указаниями на наличие подобных структур в истории ствола. С другой стороны, это, конечно, не относится к следующим эмбриональным формам, которые мы должны описать как кеногенетические процессы: формирование желточного пузыря, аллантоиса, плаценты, амниона, серолеммы и хориона - или, вообще говоря, различных плодных оболочек и соответствующих изменений в кровеносных сосудах. Другие примеры: двойное строение полости сердца, временное разделение пластин примитивных позвонков и боковых пластин, вторичное закрытие брюшной и кишечной стенок, формирование пупка и так далее. Все эти и многие другие явления, безусловно, не связаны с аналогичными структурами в какой-либо более ранней и полностью развитой предковой форме, а возникли просто в результате адаптации к особым условиям эмбриональной жизни (внутри плодных оболочек). Учитывая эти факты, мы можем теперь дать следующее более точное выражение нашему главному закону биогении: Эволюция зародыша (или *онтогенез*) является сжатой и сокращенной рекапитуляцией эволюции ствола (или *филогенеза*); и эта рекапитуляция тем полнее, чем больше

первоначальное развитие (или *палингенез*) сохраняется благодаря постоянной наследственности; с другой стороны, она становится менее полной, если изменяющаяся адаптация к новым условиям увеличивает факторы, нарушающие развитие (или *ценогенез*).

[3] Все эти и последующие структуры будут полностью описаны в последующих главах.- Переводчик.

Ценогенетические изменения или искажения первоначального палингенетического хода развития принимают, как правило, форму постепенного смещения явлений, которое медленно осуществляется путем приспособления к изменившимся условиям эмбрионального существования в течение тысячелетий. Это смещение может происходить как в отношении положения, так и времени явления.

Огромное значение и строгая закономерность временных колебаний в эмбриологии были недавно тщательно изучены Эрнестом Мехнертом в его книге "*Биомеханика*" (Йена, 1898). Он утверждает, что наш биогенетический закон не пострадал от нападков его противников, и продолжает: "Едва ли какое-либо знание внесло такой вклад в развитие эмбриологии, как это; его формулировка - одна из самых значительных заслуг перед общей биологией. Только когда этот закон вошел в плоть и кровь исследователей, и они привыкли видеть в эмбриональных структурах реминисценцию истории предков, мы стали свидетелями огромного прогресса, которого эмбриологические исследования достигли за последние два десятилетия". Лучшим доказательством правильности этого мнения является то, что сейчас во всех отраслях эмбриологии с помощью этого биогенетического закона ведется самая плодотворная работа и что он позволяет студентам ежегодно достигать тысячи блестящих результатов, которых они никогда бы не достигли без него.

Только при оценке ценогенетических процессов по отношению к палингенетическим и при тщательном учете изменений, которые последние могут претерпевать от первых, признается радикальное значение биогенетического закона, и он становится наиболее освещающим принципом в науке об эволюции. В этой задаче различения он является серебряной нитью, по которой мы можем упорядочить все явления этого царства чудес - "нитью Ариадны", которая одна позволяет нам найти путь через этот лабиринт форм. Поэтому братья Сарасины, зоологи, могли с полной справедливостью сказать, изучая эволюцию *ихтиофиса*, что "великий биогенетический закон так же важен для зоолога при отслеживании давно исчезнувших процессов, как спектральный анализ для астронома".

Даже в более ранний период, когда правильное знакомство с эволюцией человека и животных только начиналось - а это было едва ли восемьдесят лет назад, - величайшее удивление вызывало замечательное сходство, наблюдаемое между эмбриональными формами или стадиями развития плода у самых разных животных; уже тогда обращалось внимание на их близкое сходство с некоторыми полностью развитыми формами животных, принадлежащими к некоторым низшим группам. Ученые старшего поколения (Окен, Тревиранус и другие) прекрасно понимали, что эти низшие формы в некотором смысле иллюстрируют и закрепляют в иерархии животного мира временную ступень в эволюции высших форм. Знаменитый анатом Меккель в 1821 году говорил о "сходстве между развитием зародыша и серией животных". Бэр в 1828 году поставил вопрос о том, насколько в пределах типа позвоночных эмбриональные формы высших животных принимают постоянные формы представителей низших групп. Но в то время было невозможно полностью понять и оценить это удивительное сходство. Своей способностью сделать это мы обязаны теории происхождения; именно она выставляет в истинном свете действие *наследственности*, с одной стороны, и *адаптации* - с другой. Она объясняет нам жизненную важность их

постоянного взаимного действия в производстве органических форм. Дарвин был первым, кто объяснил нам, какую огромную роль в этом играет непрекращающаяся борьба за существование между живыми существами, и показал, как под влиянием этого (путем естественного отбора) новые виды возникают и сохраняются исключительно благодаря взаимодействию наследственности и адаптации. Таким образом, именно дарвинизм впервые открыл нам глаза на истинное понимание чрезвычайно важных отношений между двумя частями науки об органической эволюции - онтогенезом и филогенезом.

Наследственность и адаптация - это, по сути, две конструктивные физиологические функции живых существ; если мы не поймем их должным образом, мы не сможем продвинуться в изучении эволюции. Поэтому до времен Дарвина никто не имел четкого представления о реальной природе и причинах эмбрионального развития. Невозможно было объяснить любопытный ряд форм, через которые проходит человеческий эмбрион; было совершенно непонятно, почему в этом ряду вообще появилась эта странная последовательность животноподобных форм. Ранее считалось, что в яйцеклетке человек полностью завершен во всех своих частях и что развитие заключается только в разворачивании различных частей, в простом процессе роста. Это отнюдь не так. Напротив, весь процесс развития человека представляет наблюдателю связную последовательность различных животных форм, причем эти формы демонстрируют огромное разнообразие внешнего и внутреннего строения. Но почему каждое отдельное человеческое существо должно пройти через этот ряд форм в процессе своего эмбрионального развития, было совершенно невозможно сказать, пока Ламарк и Дарвин не создали теорию происхождения. Благодаря этой теории мы, наконец, обнаружили реальные причины, *эффективные причины* индивидуального развития; мы узнали, что эти *механические* причины сами по себе достаточны для формирования организма и что нет необходимости в *конечных* причинах, которые предполагались ранее. Правда, в академической философии нашего времени эти конечные причины все еще занимают очень важное место; в новой натурфилософии мы можем полностью заменить их эффективными причинами. В ходе нашего исследования мы увидим, как самые удивительные и до сих пор неразрешимые загадки в строении человека и животных поддаются механическому объяснению с помощью причин, действующих без предвидения, благодаря дарвиновской реформе науки об эволюции. Мы везде смогли заменить бессознательные причины, действующие по необходимости, на сознательные, целенаправленные причины.^[4]

[Монистическая или механистическая философия природы утверждает, что во всей природе, как в органической жизни, так и в неорганических изменениях, действуют только бессознательные, необходимые, эффективные причины. С другой стороны, дуалистическая или виталистская философия природы утверждает, что бессознательные силы действуют только в неорганическом мире, а сознательные, целенаправленные или конечные причины мы находим в органической природе.]

Если бы новая наука об эволюции сделала не больше, чем это, каждый вдумчивый человек должен был бы признать, что она совершила огромный прогресс в познании. Это означает, что во всей философии должна быть принята та тенденция, которую мы называем монистической, в противовес дуалистической, которая до сих пор преобладала.^[5] На этом этапе наука об эволюции человека оказывает непосредственное и глубокое влияние на основы философии. Современная антропология своими поразительными открытиями,

сделанными во второй половине XIX века, заставила нас принять полностью монистический взгляд на жизнь. Наша телесная структура и ее жизнь, наше эмбриональное развитие и наша эволюция как вида учат нас, что в жизни человека действуют те же законы природы, что и во всей остальной Вселенной. По этой причине, если не по какой-либо другой, желательно, более того, необходимо, чтобы каждый человек, желающий сформировать серьезный и философский взгляд на жизнь, и, прежде всего, специалист-философ, ознакомился с главными фактами этой отрасли науки.

[5] Монизм не является ни чисто материалистическим, ни чисто спиритуалистическим, а представляет собой примирение этих двух принципов, поскольку он рассматривает всю природу как единое целое и видит в ней только действенные причины. Дуализм, напротив, считает, что природа и дух, материя и сила, мир и Бог, неорганическая и органическая природа - это отдельные и независимые сущности. См. *"Загадка Вселенной"*, глава xii.

Факты эмбриологии имеют в этой связи столь большое и очевидное значение, что даже в последние годы философы-дуалисты и телеологи пытались избавиться от них, просто отрицая их. Так было сделано, например, в отношении того факта, что человек развивается из яйца, и что это яйцо или яйцеклетка является простой клеткой, как и в случае с другими животными. Когда я объяснил этот беременный факт и его значение в своей *"Истории творения"*, во многих теологических журналах его назвали нечестной выдумкой. Тот факт, что зародыши человека и собаки на определенной стадии развития практически неотличимы друг от друга, также отрицался. Когда мы исследуем человеческий эмбрион на третьей или четвертой неделе его развития, мы обнаруживаем, что он совершенно не похож по форме и строению на взрослого человека, но почти идентичен обезьяне, собаке, кролику и другим млекопитающим на той же стадии онтогенеза. Мы видим бобовидное тело очень простой конструкции, с хвостом внизу и парой плавников по бокам, чем-то похожих на рыбы, но сильно отличающихся от конечностей человека и млекопитающих. Почти всю переднюю половину тела занимает бесформенная голова без лица, по бокам которой находятся жаберные лепестки и арки, как у рыб. На этой стадии развития человеческий эмбрион ничем существенным не отличается от зародыша обезьяны, собаки, лошади, быка и т. д. в соответствующий период. Этот важный факт можно легко проверить в любой момент, сравнив зародыши человека, собаки, кролика и т. д. Тем не менее теологи и философы-дуалисты объявили его материалистическим изобретением; даже ученые, которым эти факты должны быть известны, пытались их опровергнуть.

Не может быть более ясного доказательства глубокой важности этих эмбриологических фактов в пользу монистической философии, чем эти попытки ее противников избавиться от них путем замалчивания или отрицания. Правда в том, что эти факты очень неудобны для них и совершенно непримиримы с их взглядами. Мы должны тем более настойчиво добиваться того, чтобы представить их в надлежащем свете. Я полностью согласен с Хаксли, когда он говорит в своей книге *"Место человека в природе"*: "Хотя эти факты игнорируются некоторыми известными популярными лидерами, их легко доказать, и они признаются всеми учеными; с другой стороны, их важность настолько велика, что те, кто однажды овладеет ими, найдут, по моему мнению, немного других биологических открытий, чтобы поразить их".

Нашей главной задачей будет изучение эволюции телесного каркаса человека и его различных органов в их внешней форме и внутреннем строении. Но сразу же замечу, что это сопровождается поэтапным изучением эволюции их функций. Эти два направления исследований неразрывно связаны в рамках всей антропологии, так же как и в зоологии (которая является лишь разделом) или общей биологии. Повсюду своеобразная форма организма и его структур, внутренних и внешних, непосредственно связана с особыми

физиологическими функциями, которые организм или орган должен выполнять. Эта тесная связь структуры и функции, или инструмента и выполняемой им работы, прослеживается в науке эволюции и всех ее разделах. Следовательно, история эволюции структур, которая является нашей непосредственной задачей, - это также история развития функций; и это справедливо как для человеческого организма, так и для любого другого.

В то же время я должен признать, что наши знания об эволюции функций еще очень далеки от того, чтобы быть столь же полными, как наше знакомство с эволюцией структур. Можно сказать, что вся наука об эволюции практически ограничилась изучением структур; эволюция *функций* едва ли существует даже под названием. В этом виноваты физиологи, которые до сих пор очень мало занимались эволюцией. Только в последнее время такие физиологи, как В. Энгельманн, В. Прейер, М. Верворн и некоторые другие, обратились к эволюции функций.

Задача какого-нибудь будущего физиолога - заняться изучением эволюции функций с таким же рвением и успехом, как это было сделано для эволюции структур в морфогении (науке о генезисе форм). Позвольте мне проиллюстрировать тесную связь между ними на нескольких примерах. Сердце у человеческого эмбриона сначала имеет очень простую конструкцию, такую, какую мы находим в неизменном виде у асцидий и других низших организмов; с ней связана очень простая система циркуляции крови. Теперь, когда мы обнаруживаем, что в полноценном сердце возникает совершенно иная, гораздо более сложная система кровообращения, наше исследование развития сердца сразу же становится не только анатомическим, но и физиологическим. Таким образом, становится ясно, что онтогенез сердца может быть понят только в свете его филогенеза (или развития в прошлом), как в отношении функции, так и в отношении структуры. То же самое относится и ко всем другим органам и их функциям. Например, наука об эволюции пищеварительного канала, легких или половых органов дает нам одновременно, через точное сравнительное исследование структуры и развития, важнейшую информацию об эволюции функций этих органов.

Эта важная связь очень четко прослеживается в эволюции нервной системы. Эта система в экономике человеческого тела является средой ощущений, воли и даже мысли, высшей из психических функций; одним словом, всех разнообразных функций, составляющих собственно предмет психологии. Современная анатомия и физиология доказали, что эти психические функции находятся в прямой зависимости от тонкой структуры и состава центральной нервной системы, или внутренней структуры головного и спинного мозга. В них мы находим сложную клеточную машину, физиологической функцией которой является психическая или душевная жизнь. Она настолько сложна, что большинство людей до сих пор смотрят на разум как на нечто сверхъестественное, не поддающееся объяснению на механических принципах.

Но эмбриологические исследования постепенного появления и формирования этой важной системы органов дают самые поразительные и значимые результаты. Первый набросок центральной нервной системы у человеческого эмбриона представляет собой тот же очень простой тип, что и у других позвоночных. В наружной коже спины формируется спинномозговая трубка, из которой сначала появляется простой спинной мозг без головного, такой, какой, как мы видим, является постоянным психическим органом у самого низшего вида позвоночных - амфиокса. Только на более поздней стадии на переднем конце этого шнура формируется мозг, и то это мозг самого рудиментарного типа, такой, какой мы постоянно находим у низших рыб. Этот простой мозг развивается шаг за шагом, последовательно принимая формы, соответствующие амфибиям, рептилиям, утконосам и лемурам. Только на последней стадии он достигает той высокоорганизованной формы,

которая отличает обезьян от других позвоночных и которая достигает своего полного развития в человеке.

Сравнительная физиология обнаруживает точно такой же рост. Функции мозга, психическая деятельность, шаг за шагом повышаются по мере развития его структуры.

Таким образом, благодаря этой истории эволюции нервной системы мы можем понять *естественное развитие человеческого разума* и его постепенное разворачивание. Только с помощью эмбриологии мы можем понять, как исторически развивались эти высшие и наиболее яркие способности животного организма. Другими словами, знание эволюции спинного и головного мозга в человеческом эмбрионе ведет нас непосредственно к пониманию исторического развития (или филогенеза) человеческого разума, того высшего из всех способностей, который мы считаем чем-то столь чудесным и сверхъестественным во взрослом человеке. Это, безусловно, один из величайших и наиболее плодотворных результатов эволюционной науки. К счастью, наши эмбриологические знания о центральной нервной системе человека сейчас настолько адекватны и так хорошо согласуются с дополнительными результатами сравнительной анатомии и физиологии, что мы можем получить ясное представление об одной из самых высоких проблем философии - филогенезе души, или истории предков человеческого разума. Главную поддержку в этом нам оказывает эмбриологическое исследование, или онтогенез души. Этот важный раздел психологии обязан своим возникновением прежде всего В. Прейеру, в его интересных работах, таких как *"Ум ребенка. Биография младенца (1900)* Милисент Уошберн Шинн также заслуживает упоминания. [См. также *"Психическое развитие ребенка"* Прейера (перевод) и *"Исследования детства и детских путей"* Салли].

Таким образом, мы следуем единственному пути, по которому можно надеяться прийти к решению этой сложной проблемы.

Тридцать шесть лет прошло с тех пор, как в своей *"Общей морфологии"* я утвердил филогенез как самостоятельную науку и показал его тесную причинно-следственную связь с онтогенезом; тридцать лет прошло с тех пор, как в своей теории гастрюляции я дал доказательство справедливости этого и завершил ее теорией зародышевых слоев. Оглядываясь на этот период, мы можем спросить: что было достигнуто за это время фундаментальным законом биогении? Если мы беспристрастны, то должны ответить, что он доказал свою плодотворность сотнями надежных результатов, и что с его помощью мы приобрели огромный фонд знаний, которые никогда бы не получили без него.

На мою концепцию тесной причинно-следственной связи между онтогенезом и филогенезом было немало нападков - часто яростных; но другого удовлетворительного объяснения этих важных явлений нам пока не предложили. Я говорю это особенно в отношении теории "механической эволюции" Вильгельма Хиса, которая ставит под сомнение истинность филогенеза в целом и объясняет сложные эмбриональные процессы, не выходя за рамки простых физических изменений - таких, как сгибание и складывание листьев под действием электричества, возникновение полостей в результате неравномерного напряжения тканей, формирование процессов в результате неравномерного роста и так далее. Но факт заключается в том, что эти эмбриологические явления сами требуют объяснения в свою очередь, а оно, как правило, может быть найдено только в соответствующих изменениях в длинном ряду предков или в физиологических функциях наследственности и адаптации.

Глава II.

СТАРАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

Приступая к изучению любой науки, во многих отношениях полезно бросить взгляд на ее историческое развитие. Поговорка о том, что "все лучше всего понять в процессе роста", вполне применима к науке. Проследившая ее постепенное развитие, мы получаем более четкое представление о ее целях и объектах. Более того, мы увидим, что современное состояние науки об эволюции человека со всеми ее особенностями может быть правильно понято только тогда, когда мы исследуем ее исторический рост. Эта задача, однако, не задержит нас надолго. Изучение эволюции человека - одна из новейших отраслей естествознания, независимо от того, рассматриваете ли вы эмбриологический или филогенетический его раздел.

Не считая нескольких зачатков нашей науки, которые мы находим в классической древности и на которые мы еще обратим внимание, можно сказать, что она окончательно сформировалась как наука в 1759 году, когда один из величайших немецких ученых, Каспар Фридрих Вольф, опубликовал свою *"Theoria generationis"*. Это был первый камень в фундамент науки об эмбриологии животных. Только через пятьдесят лет, в 1809 году, Жан Ламарк опубликовал свою *"Зоологическую философию"* - первую попытку создать основу для теории эволюции; и прошло еще полвека, прежде чем появилась работа Дарвина (в 1859 году), которую мы можем рассматривать как первое научное достижение этой цели. Но прежде чем мы углубимся в это прочное основание эволюции, мы должны бросить краткий взгляд на знаменитого философа и ученого древности, который стоял один в этой, как и во многих других отраслях науки, на протяжении более 2000 лет: "отца естественной истории" Аристотеля.

Дошедшие до нас научные труды Аристотеля затрагивают самые разные стороны биологических исследований; наиболее полным из них является его знаменитая *"История животных"*. Но не менее интересен и меньший труд - *"О порождении животных"* (*Peri zoop geneseos*). Эта работа посвящена в первую очередь эмбриональному развитию и представляет большой интерес как самая ранняя в своем роде и единственная, дошедшая до нас в полном объеме от классической древности.

Аристотель изучал эмбриологические вопросы у различных классов животных, и среди низших групп он узнал много замечательных фактов, которые мы заново открыли только в 1830-1860 годах. Несомненно, например, что он был знаком с весьма своеобразным способом размножения каракатиц, или головоногих моллюсков, у которых из рта плода свисает желток-сак. Он также знал, что эмбрионы появляются из яиц пчелы, даже если они не были оплодотворены. Этот "партеногенез" (или девственное рождение) пчел был установлен только в наше время выдающимся зоологом из Мюнхена Зибольдом. Он обнаружил, что самцы пчел появляются из неоплодотворенных, а самки - только из оплодотворенных яиц. Аристотель также утверждает, что некоторые виды рыб (из рода *Serranus*) являются гермафродитами: каждая особь имеет как мужские, так и женские органы и способна оплодотворять себя; это также было недавно подтверждено. Он знал, что эмбрион многих рыб семейства акул прикреплен к телу матери своего рода плацентой, или питательным органом, очень богатым кровью; кроме них, такое расположение встречается только у высших млекопитающих и человека. Долгое время эта плацента акулы считалась легендарной, пока в 1839 году Иоганн Мюллер не доказал, что это факт. Таким образом, в эмбриологических работах Аристотеля был обнаружен ряд замечательных открытий, свидетельствующих об очень хорошем знакомстве великого ученого - возможно, с помощью

его предшественников - с фактами онтогенеза и о большом прогрессе последующих поколений в этом отношении.

В случае большинства этих открытий он не просто описал факт, но и добавил ряд замечаний о его значении. Некоторые из этих теоретических замечаний представляют особый интерес, поскольку демонстрируют правильное понимание природы эмбриональных процессов. Он представляет себе развитие индивида как новое образование, в ходе которого последовательно формируются различные части тела. Когда каркас человека или животного развивается в теле матери или отдельно в яйце, первым должно появиться сердце, которое он считает отправной точкой и центром организма. После формирования сердца возникают другие органы, внутренние - раньше внешних, верхние (те, что над диафрагмой) - раньше нижних (или тех, что под диафрагмой). Мозг формируется на ранней стадии, а глаза вырастают из него. Эти наблюдения совершенно верны. И если мы попытаемся на основе этих данных составить представление об общей концепции эмбрионального процесса Аристотеля, то обнаружим смутное предвидение теории, которую Вольф через 2000 лет показал как правильную. Важно, например, что Аристотель отрицал вечность индивида в любом отношении. Он говорил, что вид или род, группа сходных индивидов, может быть вечным, но сам индивид временный. Он появляется на свет в процессе деторождения и исчезает после смерти.

В течение 2000 лет после Аристотеля не было достигнуто никакого прогресса ни в общей зоологии, ни в эмбриологии в частности. Люди довольствовались тем, что читали, копировали, переводили и комментировали Аристотеля. За весь период не было предпринято ни одного самостоятельного исследования. В Средние века распространение сильных религиозных верований поставило грозные преграды на пути независимых научных исследований. О возобновлении прогресса биологии не могло быть и речи. Даже когда в XVI веке анатомия человека вновь зашевелилась, и возобновились независимые исследования строения развитого тела, анатомы не осмеливались распространить свои исследования на несформированное тело, эмбрион и его развитие. Причин преобладающего ужаса перед подобными исследованиями было много. Это вполне естественно, если вспомнить, что булла Бонифация VIII отлучала от церкви каждого, кто осмеливался препарировать человеческий труп. Если расчленение развитого тела было преступлением, за которое следовало наказывать, то насколько более ужасным должно было казаться расчленение эмбрионального тела, еще заключенного в утробе матери, которое сам Творец благоразумно скрыл от любопытства ученого! Христианская церковь, в то время предававшая смерти многие тысячи людей за неверие, проницательно предчувствовала угрозу, которую наука таила в себе для ее авторитета. Она была достаточно сильна, чтобы следить за тем, чтобы ее соперник не рос слишком быстро.

Только после того как Реформация сломала власть церкви, а освежающее дыхание духа растворило ледяные цепи, сковывавшие науку, анатомия и эмбриология, а также все остальные отрасли исследований смогли вновь начать двигаться вперед. Однако эмбриология значительно отставала от анатомии. Первые работы по эмбриологии появляются в начале XVI века. Открыл этот путь итальянский анатом Фабрициус аб Аквапенденте, профессор из Падуи. В двух своих книгах (*De formato foetu*, 1600, и *De formatione foetus*, 1604) он опубликовал старые иллюстрации и описания зародышей человека и других млекопитающих, а также курицы. Подобные несовершенные иллюстрации были даны Спигелиусом (*De formato foetu*, 1631), а также Нидхэмом (1667) и его более известным соотечественником Гарвеем (1652), который открыл циркуляцию крови в животном организме и сформулировал важный принцип *Omne vivum ex vivo* (все живое

происходит из уже существующего). Голландский ученый Сваммердам опубликовал в своей *"Библии природы"* самые ранние наблюдения над эмбриологией лягушки и делением ее яйцевода. Но самые важные эмбриологические исследования в XVI веке принадлежат знаменитому итальянцу Марчелло Мальпиги из Болоньи, который был лидером как в зоологии, так и в ботанике. Его трактаты *De formatione pulli* и *De ovo incubato* (1687) содержат первое последовательное описание развития птенца в оплодотворенном яйце.

Здесь я должен сказать несколько слов о той важной роли, которую сыграл птенец в развитии нашей науки. Развитие птенца, как и птенцов всех других птиц, во всех своих основных чертах совпадает с развитием других основных позвоночных и даже человека. Три высших класса позвоночных - млекопитающие, птицы и пресмыкающиеся (ящерицы, змеи, черепахи и др.) - с самого начала своего эмбрионального развития имеют столь поразительное сходство во всех основных моментах строения, и особенно в первых формах, что долгое время их невозможно различить. Уже давно известно, что для изучения типичного развития млекопитающих (а значит, и человека) нам достаточно исследовать эмбрион птицы, который легче всего достать. Как только ученые начали изучать человеческий эмбрион или эмбрион млекопитающих в целом на ранних стадиях примерно в середине и конце XVII века, этот важный факт был очень быстро обнаружен. Он имеет как теоретическое, так и практическое значение. С точки зрения *теории* эволюции из этого сходства между зародышами совершенно разных классов животных можно сделать самые весомые выводы. Но и для практических целей эмбриологических исследований это открытие бесценно, поскольку мы можем восполнить пробелы в наших несовершенных знаниях об эмбриологии млекопитающих за счет более тщательно изученной эмбриологии птиц. Куриные яйца легко достать в любом количестве, а развитие птенца можно проследить шаг за шагом при искусственной инкубации. За развитием млекопитающих следить гораздо сложнее, потому что здесь эмбрион не отделяется и не заключен в большое яйцо, а крошечная яйцеклетка остается в утробе матери до завершения роста. Поэтому очень трудно вести постоянное наблюдение за различными стадиями в каком-либо большом объеме, не считая таких внешних соображений, как стоимость, технические трудности и многие другие препятствия, с которыми мы сталкиваемся, когда хотим провести обширное исследование оплодотворенного млекопитающего. Поэтому курица всегда была главным объектом изучения в этой связи. Превосходные инкубаторы, которыми мы располагаем в настоящее время, позволяют наблюдать ее в любом количестве и на любой стадии развития, а значит, шаг за шагом проследить весь процесс ее формирования.

К концу семнадцатого века Мальпиги продвинулся настолько далеко, насколько это было возможно с несовершенным микроскопом его времени в эмбриологическом изучении цыпленка. Дальнейший прогресс был приостановлен до тех пор, пока инструмент и технические методы не были усовершенствованы. Зародыши позвоночных настолько малы и нежны на ранних стадиях развития, что без хорошего микроскопа и других технических приспособлений невозможно далеко продвинуться в их изучении. Но существенное усовершенствование микроскопа и другой аппаратуры произошло только в начале XIX века.

Эмбриология почти не продвинулась вперед в первой половине восемнадцатого века, когда систематическая естественная история растений и животных получила столь мощный импульс благодаря публикации знаменитой *"Системы природы"* Линнея. Только в 1759 году появился гений, которому предстояло придать ей совершенно новый характер, - Каспар Фридрих Вольф. До этого времени эмбриология была занята почти исключительно неудачными и вводящими в заблуждение попытками построить теории на несовершенном эмпирическом материале, который был тогда доступен.

Теория, которая тогда преобладала и оставалась в фаворе на протяжении почти всего восемнадцатого века, в то время обычно называлась "теорией эволюции"; правильнее было бы назвать ее "теорией преформации" [6]: В эмбриональном развитии любого организма, животного или растения, или даже человека, нет никакого нового образования структур; есть только рост, или разворачивание, частей, которые были построены или *предварительно сформированы* от вечности, хотя и в очень малом масштабе и тесно упакованные вместе. Таким образом, каждый живой зародыш содержит все органы и части тела в том виде и расположении, в котором они будут представлены позже, уже внутри него, и поэтому весь эмбриологический процесс - это всего лишь *эволюция* в прямом смысле слова, или *разворачивание* частей, которые были предварительно сформированы и сложены в нем. Так, например, в курином яйце мы находим не просто простую клетку, которая делится и подразделяется, образует зародышевые слои и, наконец, после всевозможных вариаций, расщеплений и перестроек дает тело цыпленка; но в каждом яйце с самого начала находится полный цыпленок, со всеми его частями, сделанными и аккуратно упакованными. Эти части настолько малы или настолько прозрачны, что микроскоп не может их обнаружить. При вылуплении цыпленка эти части просто увеличиваются в размерах и распределяются обычным образом".

[6] В Германии эта теория обычно известна как "теория эволюции", в отличие от "теории эпигенеза". Но поскольку именно последняя называется "теорией эволюции" в Англии, Франции и Италии, а "эволюция" и "эпигенез" воспринимаются как синонимы, кажется, что лучше называть первую "теорией преформации".

Когда эта теория последовательно развивается, она превращается в "теорию рассеивания" [7]. Согласно ее учению, вначале была создана одна пара или одна особь каждого вида животных или растений; но эта одна особь содержала в себе зародыши всех других особей того же вида, которые когда-либо появятся на свет. Поскольку в то время возраст Земли, по общему мнению, был определен Библией в 5000 или 6000 лет, казалось возможным подсчитать, сколько особей каждого вида жило в течение этого периода, и таким образом они были упакованы внутри первого сотворенного существа. Теория была последовательно распространена на человека, и было утверждено, что наша общая родительница Ева хранила в своем яичнике зародыши всех детей человеческих.

[7] Дословный перевод - "теория упаковки". Scatula - это латинское слово, означающее ящик или коробку.- Переводчик.

Сначала теория приняла форму убеждения, что именно *самки* были заключены в первом существе. Создавалась одна пара каждого вида, но самка содержала в своем яичнике всех будущих особей вида, любого пола. Однако все пришлось изменить, когда в 1690 году голландский микроскопист Левенгук открыл мужские сперматозоиды и показал, что в сперме мужчины содержится огромное количество этих чрезвычайно тонких и подвижных нитевидных существ (об этом будет рассказано в главе VII). Это удивительное открытие получило дальнейшее развитие, когда было доказано, что эти живые тела, плавающие в семенной жидкости, являются настоящими животными и, по сути, представляют собой предварительно сформированные зародыши будущего поколения. Предполагалось, что когда мужские и женские детородные элементы соединяются в момент зачатия, эти нитевидные сперматозоиды ("семена-животные") проникают в плодородное тело яйцеклетки и начинают там развиваться, как семя растения в плодородной земле. Таким образом, каждый сперматозоид рассматривался как *гомункулус*, крошечный полный человек; считалось, что все его части уже сформированы в нем и лишь увеличиваются, когда он достигает своей среды в женской яйцеклетке. Эта теория также последовательно

развивалась в том смысле, что в каждом из этих нитевидных тел все его потомство должно было присутствовать в мельчайшей форме. Считалось, что в половых железах Адама содержатся зародыши всего человечества.

Эта "теория мужского размножения" сразу же оказалась в острой оппозиции к преобладающей "женской" теории. Две соперничающие теории сразу же открыли очень оживленную кампанию, и физиологи XVIII века разделились на два больших лагеря - анималькулистов и овулистов, которые вели энергичную борьбу. Анималькулисты считали сперматозоиды истинными зародышами и апеллировали к живым движениям и строению этих тел. Противоположная партия овулистов, придерживавшаяся старой "теории эволюции", утверждала, что яйцеклетка - это настоящий зародыш, а сперматозоиды лишь стимулируют ее в момент зачатия, чтобы она начала расти; все будущие поколения хранятся в яйцеклетке. Этой точки зрения придерживалось подавляющее большинство биологов XVIII века, несмотря на то, что в 1759 году Вольф доказал ее необоснованность. Своим престижем она обязана прежде всего тому обстоятельству, что в ее пользу высказались самые авторитетные авторитеты в биологии и философии того времени, особенно Халлер, Бонне и Лейбниц.

Альбрехт Галлер, профессор Геттингенского университета, которого часто называют отцом физиологии, был человеком широкой и разносторонней образованности, но он не занимал высокого положения в отношении понимания природных явлений. В своей знаменитой работе "*Элементы физиологии*" он энергично защищал "эволюционную теорию", утверждая: "Не существует такого понятия, как формирование (*nulla est epigenesis*). Ни одна часть животного каркаса не была создана раньше другой; все они были созданы вместе". Таким образом, он отрицал существование эволюции в собственном смысле этого слова и даже дошел до того, что заявил, что борода существует у новорожденного ребенка, а рога - у безрогого оленя; все части были созданы заранее и лишь скрыты от глаз человека до поры до времени. Халлер даже подсчитал количество человеческих существ, которых Бог должен был создать на шестой день и сохранить в яичнике Евы. Он насчитал 200 000 миллионов, полагая, что возраст мира составляет 6000 лет, средний возраст человека - тридцать лет, а население мира на в это время - 1000 миллионов. И знаменитый Галлер сохранил всю эту чепуху, несмотря на ее нелепые последствия, даже после того, как Вольф открыл реальный ход эмбрионального развития и установил его путем непосредственного наблюдения!

Среди философов того времени выдающийся Лейбниц был главным защитником "теории преформации" и своим авторитетом и литературным престижем завоевал множество приверженцев. Опираясь на свою систему монад, согласно которой тело и душа объединяются в неразрывную связь и своим единством образуют индивида, или "монаду", Лейбниц последовательно распространял "теорию скатуляции" на душу и считал, что она не более развита, чем тело. Например, в "*Теодицее*" он говорит: "Я хочу сказать, что эти души, которые однажды станут душами людей, присутствуют в семени, как и души других видов; таким образом, они существовали в наших предках еще до Адама, или от начала мира, в форме организованных тел".

Эта теория получила значительную поддержку благодаря наблюдениям одного из самых ревностных ее сторонников, Бонне. В 1745 году он обнаружил в растении-лузе случай партеногенеза, или девственного рождения, - интересной формы размножения, которая в последнее время была обнаружена Зибольдом и другими учеными среди различных классов членистоногих, особенно ракообразных и насекомых. Среди этих и других животных некоторых низших видов самка может размножаться в течение нескольких поколений, не будучи оплодотворенной самцом. Эти яйцеклетки, не нуждающиеся в оплодотворении,

называются "ложными яйцеклетками", псевдовусами или спорами. Бонне видел, как у самки платяной вши, которую он держал в клестровой изоляции и жестко исключал контакт с самцами, на одиннадцатый день (после формирования новой кожи в четвертый раз) появилась живая дочь, а в течение следующих двадцати дней - еще девять дочерей; и все они продолжали размножаться таким же образом без какого-либо контакта с самцами. Казалось, что это неопровержимое доказательство истинности теории скатуляции, которой придерживались овулисты; неудивительно, что теория получила всеобщее признание.

Так обстояли дела, когда внезапно в 1759 году появился Каспар Фридрих Вольф и нанес смертельный удар по всей теории преформации своей новой теорией эпигенеза. Вольф, сын берлинского портного, родился в 1733 году и получил научное и медицинское образование сначала в Берлине у знаменитого анатома Меккеля, а затем в Галле. Здесь он получил докторскую степень на двадцать шестом году жизни и в своей академической диссертации (28 ноября 1759 года), *Theoria generationis*, изложил новую теорию реального развития на основе эпигенеза. Этот трактат, несмотря на свою малочисленность и неясную фразеологию, является одним из самых ценных во всей биологической литературе. Его отличает и масса новых и тщательных наблюдений, и те далеко идущие и беременные идеи, которые автор повсеместно извлекает из своих наблюдений и выстраивает в яркую и точную теорию генерации. Тем не менее, в то время она не имела успеха. Хотя благодаря импульсу Линнея научные исследования в то время активно развивались, а ботаники и зоологи исчислялись уже не десятками, а сотнями, на теорию Вольфа почти никто не обратил внимания. Даже когда он самими строгими наблюдениями установил истинность эпигенеза и разрушил воздушную конструкцию теории преформации, "точный" ученый Халлер оказался одним из самых ярых сторонников старой теории и отверг правильную точку зрения Вольфа с диктаторским "Эволюции не существует". Он даже заявил, что новая теория угрожает религии! Неудивительно, что все физиологи второй половины XVIII века подчинились решению этого физиологического понтифика и напали на теорию эпигенеза как на опасное нововведение. Только спустя более пятидесяти лет после этого работа Вольфа была оценена по достоинству. Только когда Меккель в 1812 году перевел на немецкий язык еще одну ценную работу Вольфа "*Образование пищеварительного канала*" (написанную в 1768 году) и обратил внимание на ее огромное значение, о нем снова начали вспоминать; а ведь этот малоизвестный писатель проявил более глубокое понимание природы живого организма, чем любой другой ученый XVIII века.

Идея Вольфа привела к заметному прогрессу во всей области биологии. В его трудах содержится такое огромное количество новых и важных наблюдений и зарождающихся мыслей, что мы лишь постепенно научились правильно их оценивать в течение девятнадцатого века. Он открыл истинный путь для исследований во многих направлениях. Прежде всего, его теория эпигенеза дала нам первое реальное представление о природе эмбрионального развития. Он убедительно показал, что развитие каждого организма состоит из серии *новых образований* и что ни в яйцеклетке, ни в сперматозоиде нет никаких следов законченной формы. Напротив, это довольно простые тела, имеющие совершенно иное предназначение. Развивающийся из них эмбрион по своему внутреннему устройству и внешней конфигурации также совершенно отличен от полноценного организма. В нем нет ни малейших следов преформации или формирования органов. Сегодня мы едва ли можем назвать эпигенез *теорией*, поскольку убеждены, что это факт, и в любой момент можем продемонстрировать его с помощью микроскопа.

Убедительное эмпирическое доказательство своей теории Вольф представил в своей классической диссертации "*Формирование пищеварительного канала*" (1768). В готовом виде пищеварительный канал курицы представляет собой длинную и сложную трубку, с которой связаны легкие, печень, слюнные железы и множество других мелких желез. Вольф показал, что на ранних стадиях развития эмбрионального цыпленка нет никаких следов этой сложной трубки со всеми ее зависимостями, а вместо нее только плоское, листовидное тело; что, по сути, весь эмбрион сначала имеет вид плоского, овальной формы листа. Когда мы вспоминаем, как трудно было точно наблюдать столь тонкую и деликатную структуру, как раннее листовидное тело цыпленка, с помощью плохих микроскопов, которые тогда использовались, мы должны восхищаться редкой способностью к наблюдению, которая позволила Вольфу сделать самые важные открытия в этой самой сложной части эмбриологии. В результате этих кропотливых исследований он пришел к правильному мнению, что эмбриональное тело всех высших животных, таких как птицы, в течение некоторого времени представляет собой просто плоский, тонкий, листовидный диск, состоящий сначала из одного слоя, а затем из нескольких. Самый нижний из этих слоев - пищеварительный канал, и Вольф проследил его развитие от начала до конца. Он показал, как эта листовидная структура сначала превращается в желобок, затем края этого желобка складываются вместе и образуют закрытый канал, и в конце концов появляются два внешних отверстия трубки (рот и анус).

Кроме того, от Вольфа не ускользнул тот важный факт, что другие системы органов развиваются таким же образом, из трубок, образованных из простых слоев. Нервная система, мышечная система, сосудистая система со всеми относящимися к ней органами, как и пищеварительная система, развиваются из простых листовидных структур. Таким образом, к 1768 году Вольф пришел к той точке зрения, которую Пандер развил в *теории зародышевых слоев* пятьдесят лет спустя. Его принципы не являются буквально правильными; но он настолько близок к истине, насколько это было возможно в то время и насколько от него можно было ожидать.

Наше восхищение этим одаренным гением возрастает, когда мы узнаем, что он также был предшественником Гете в отношении метаморфоз растений и знаменитой клеточной теории. Вольф, как показал Хаксли, ясно представлял себе эту кардинальную теорию, поскольку признавал маленькие микроскопические глобулы в качестве элементарных частей, из которых возникают зародышевые слои.

Наконец, я должен обратить особое внимание на *механический* характер глубоких философских размышлений, которые Вольф всегда добавлял к своим замечательным наблюдениям. Он был великим философом-монистом в самом лучшем смысле этого слова. Прискорбно, что его философские открытия игнорировались так же полностью, как и его наблюдения, на протяжении более чем полувека. Мы должны быть тем более внимательны, чтобы подчеркнуть факт их явной монистической тенденции.

Глава III. СОВРЕМЕННАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

Мы можем выделить три основных периода в развитии нашей науки об эмбриологии человека. Первый был рассмотрен в предыдущей главе; он охватывает весь подготовительный период исследований и длится от Аристотеля до Каспара Фридриха Вольфа, или до 1759 года, в котором была опубликована эпохальная "*Theoria generationis*".

Второй период, с которым мы сейчас имеем дело, длится около века, то есть до появления книги Дарвина "*Происхождение видов*", которая привела к изменению самих основ биологии и, в частности, эмбриологии. Третий период начинается с Дарвина. Когда мы говорим, что второй период длился целое столетие, мы должны помнить, что работа Вольфа оставалась почти незамеченной в течение половины этого времени - а именно, до 1812 года. За все эти пятьдесят три года не появилось ни одной книги, которая бы продолжила путь, открытый Вольфом, или расширила его теорию эмбрионального развития. Мы просто находим его взгляды - совершенно правильные взгляды, основанные на обширных наблюдениях фактов, - упоминаемые то тут, то там как ошибочные; их оппоненты, придерживавшиеся господствующей теории преформации, даже не соизволили ответить на них. Такое несправедливое отношение было вызвано главным образом необычайным авторитетом Альбрехта фон Халлера; это один из самых удивительных случаев, когда великий авторитет как таковой долгое время препятствовал признанию установленных фактов.

Всеобщее незнание работ Вольфа было настолько велико, что в начале XIX века двое ученых из Йены, Окен (1806) и Кизер (1810), начали независимые исследования развития пищеварительного канала птенца и наткнулись на верный ключ к эмбриональной загадке, не зная ни слова о важном трактате Вольфа на ту же тему. Они шли по его стопам, сами того не подозревая. Это легко доказать, если учесть, что они не зашли так далеко, как Вольф. Только после того, как Меккель перевел на немецкий язык книгу Вольфа о пищеварительной системе и указал на ее огромное значение, глаза анатомов и физиологов внезапно открылись. Сразу же ряд биологов начали новые эмбриологические исследования и стали подтверждать теорию эпигенеза Вольфа.

Это возрождение эмбриологии и развитие теории эпигенеза было связано главным образом с Вюрцбургским университетом. Одним из профессоров университета в то время был Дёллингер, выдающийся биолог и отец знаменитого католического историка, который впоследствии отличился своей оппозицией новому догмату о папской непогрешимости. Дёллингер был одновременно глубоким мыслителем и точным наблюдателем. Он проявлял живейший интерес к эмбриологии и много работал над ней. Однако сам он не несет ответственности за какой-либо важный результат в этой области. В 1816 году в Вюрцбург приехал молодой врач, которого мы сразу же можем назвать главным преемником Вольфа, Карл Эрнст фон Баер. Беседы Баера с Дёллингером об эмбриологии привели к новой серии самых обширных исследований. Дёллингер выразил желание, чтобы какой-нибудь молодой ученый начал под его руководством независимое исследование развития птенца во время вылупления из яйца. Поскольку ни у него, ни у Баера не было достаточно денег, чтобы оплатить инкубатор и надлежащий контроль над экспериментами, а также компетентного художника для иллюстрации различных наблюдаемых стадий, руководство предприятием было поручено Кристиану Пандеру, богатому другу Баера, которого Баер побудил приехать в Вюрцбург. Для выполнения медных пластин был привлечен способный гравер Дальтон. За короткое время эмбриология птенца, в которой Баер проявлял наибольший косвенный интерес, продвинулась настолько далеко, что Пандер смог набросать ее основные черты на основе теории Вольфа в диссертации, которую он опубликовал в 1817 году. Он четко сформулировал теорию зародышевых слоев, которую предвидел Вольф, и установил истинность идеи Вольфа о развитии сложных систем органов из простых листовидных примитивных структур. Согласно Пандеру, листовидный объект в курином яйце делится, прежде чем инкубация продлится двенадцать часов, на два различных слоя, внешний *серозный* слой и внутренний *слизистый* слой; между ними позже развивается третий слой, *сосудистый* (кровеносный) слой.^[8]

[8] Технические термины, которые неизбежно проникают в эту главу, будут полностью понятны позже.

Карл Эрнст фон Баер, который положил начало исследованиям Пандера и проявил к ним самый живой интерес после отъезда Пандера из Вюрцбурга, в 1819 году начал свое собственное, гораздо более обширное исследование. Через девять лет после этого он опубликовал зрелый результат в своей знаменитой работе "*Эмбриология животных: Наблюдения и размышления*" (не переведена). Эта классическая работа до сих пор остается образцом тщательного наблюдения, соединенного с глубокими философскими рассуждениями. Первая часть вышла в 1828 году, вторая - в 1837-м. Книга оказалась фундаментом, на котором до наших дней построена вся наука эмбриология. Она настолько превзошла своих предшественников, и в частности Пандера, что стала, после работы Вольфа, главной основой современной эмбриологии.

Бэр был одним из величайших ученых XIX века и оказал значительное влияние и на другие отрасли биологии. Он построил теорию зародышевых слоев, в целом и в деталях, настолько четко и прочно, что с тех пор она является отправной точкой эмбриологических исследований. Он учил, что у всех позвоночных сначала формируются два, а затем четыре зародышевых слоя и что самые ранние зачатки органов возникают путем превращения этих слоев в трубки. Он описал первый вид эмбриона позвоночных, который можно увидеть в шаровидном желтке оплодотворенного яйца, как овальный диск, который сначала делится на два слоя. Из верхнего, или *животного*, слоя развиваются все органы, осуществляющие явления животной жизни - функции ощущения и движения, а также покров тела. Из нижнего, или *вегетативного*, слоя развиваются органы, обеспечивающие вегетативную жизнь организма - питание, пищеварение, кровообращение, дыхание, выделение, размножение и т. д.

Каждый из этих первоначальных слоев делится, по мнению Бэра, на два более тонких и наложенных друг на друга слоя или пластины. Две пластины животного слоя он называет кожно-мышечной и мышечной. Из верхней из этих пластин, *кожно-мышечной*, формируется внешняя кожа, или наружный покров тела, центральная нервная система и органы чувств. Из нижней, или *мышечной*, *страты* развиваются мышцы, или мясистые части тела, и костный скелет - одним словом, двигательные органы. Таким же образом, по словам Бэра, нижний, или вегетативный, слой разделяется на две пластины, которые он называет сосудистой и слизистой оболочками. Из наружного (*сосудистого*) слоя формируются сердце, кровеносные сосуды, селезенка и другие сосудистые железы, почки и половые железы. Из четвертого, или *слизистого*, слоя, в конечном счете, образуется внутренняя и пищеварительная выстилка пищеварительного канала и все зависящие от нее железы, печень, легкие, слюнные железы и т. д. Бэр, в основном, правильно оценил значение этих четырех вторичных эмбриональных слоев и с большой проницательностью проследил за их превращением в трубкообразные примитивные органы. Сначала он решил трудную проблему превращения этого четырехслойного плоского листовидного эмбрионального диска в полноценное позвоночное тело путем преобразования слоев или пластинок в трубки. Плоские листья изгибаются, подчиняясь определенным законам роста; границы изгибающихся пластин сближаются, пока, наконец, не приходят в реальный контакт. Так из плоской пластинки кишечника образуется полая кишечная трубка, из плоской пластинки позвоночника - полая нервная трубка, из пластинки кожи - кожная трубка и так далее.

Среди множества огромных заслуг, которые Баер оказал эмбриологии, особенно эмбриологии позвоночных, нельзя не упомянуть его открытие человеческой яйцеклетки. Ранее ученые, как правило, конечно, предполагали, что человек развивается из яйца, как и

другие животные. На самом деле, согласно теории преформации, зародыши всего человечества хранились уже в яйцеклетке Евы. Но настоящая яйцеклетка оставалась незамеченной до 1827 года. Эта яйцеклетка чрезвычайно мала и представляет собой крошечный круглый пузырек диаметром около 1/120 дюйма; при очень благоприятных обстоятельствах ее можно увидеть невооруженным глазом как крошечную частицу, но в остальном она совершенно незаметна. Эта частица формируется в яичнике внутри гораздо более крупной глобулы, которая получила название граафова фолликула, по имени ее первооткрывателя Граафа, и ранее считалась истинной яйцеклеткой. Однако в 1827 году Бэр доказал, что это не настоящая яйцеклетка, которая гораздо меньше и находится внутри фолликула. (Сравните с концом главы XXIX.)

Бэр также первым наблюдал так называемую *сферу сегментации* позвоночных, то есть круглый пузырек, который сначала развивается из оплодотворенной яйцеклетки, и тонкая стенка которого состоит из одного слоя правильных, многоугольных клеток (см. иллюстрацию в главе XII). Другим его открытием, имевшим огромное значение для построения ствола позвоночных и характерной организации этой обширной группы (к которой принадлежит и человек), было обнаружение осевого стержня, или *хорды* (*chorda dorsalis*). Это длинный, круглый, цилиндрический хрящевой стержень, который проходит по длинной оси позвоночного эмбриона; он появляется на ранней стадии и является первым наброском позвоночного столба, твердой скелетной оси позвоночного. У самого низшего из позвоночных, амфиокса, внутренний скелет на протяжении всей жизни состоит только из этого шнура. Но даже у человека и всех высших позвоночных именно вокруг этого шнура впоследствии формируется позвоночный столб и головной мозг.

Однако, как ни важны были эти и многие другие открытия Бэра в эмбриологии позвоночных, его исследования оказались еще более влиятельными благодаря тому, что он первым применил *сравнительный* метод в изучении развития животного каркаса. Бэр занимался в основном эмбриологией позвоночных (особенно птиц и рыб). Но он ни в коем случае не ограничивал свое внимание только ими, постепенно вовлекая в сферу своего изучения различные группы беспозвоночных. В результате сравнительных эмбриологических исследований Бэр выделил четыре различных способа развития и четыре соответствующие группы в животном мире. К этим основным группам или типам относятся: 1 - позвоночные; 2 - членистоногие; 3 - моллюски; и 4 - все низшие группы, которые в то время ошибочно объединялись под общим названием лучеперые. Первым это различие сформулировал Жорж Кювье в 1812 году. Он показал, что эти группы имеют специфические различия во всей их внутренней структуре, а также в соединении и расположении систем органов; с другой стороны, все животные одного типа - скажем, позвоночные - в основном сходны по своему внутреннему строению, несмотря на самые большие поверхностные различия. Но Бэр доказал, что эти четыре группы также совершенно по-разному развиваются из яйцеклетки; и что ряд эмбриональных форм одинаков для животных одного типа, но отличается в случае других животных. До этого времени главной целью классификации животного царства было расположение всех животных от низших к высшим, от инфузории до человека, в один длинный и непрерывный ряд. Почти повсеместно господствовала ошибочная идея, что существует одна непрерывная цепь эволюции от низшего животного к высшему. Кювье и Бэр доказали, что эта точка зрения ошибочна и что мы должны различать четыре совершенно разных типа животных на основании анатомического строения и эмбрионального развития.

Эпохальные работы Бэра вызвали необычайный и повсеместный интерес к эмбриологическим исследованиям. Сразу же после этого мы видим, как множество наблюдателей на сайте работают во вновь открытой области, расширяя ее в очень короткое

время с большой энергией своими разнообразными открытиями в деталях. Рядом с Баером стоит замечательная работа Генриха Ратке из Кенигсберга (умер в 1860 году); он провел обширное исследование эмбриологии не только беспозвоночных (ракообразных, насекомых, моллюсков), но и, в особенности, позвоночных (рыб, черепах, змей, крокодилов и т. д.). Первым всесторонним изучением эмбриологии млекопитающих мы обязаны тщательным исследованиям Вильгельма Бишоффа из Мюнхена; его эмбриология кролика (1840), собаки (1842), морской свинки (1852) и лани (1854) до сих пор являются классическими исследованиями. Примерно в то же время большой импульс получила эмбриология беспозвоночных. Путь в эту туманную область открыли исследования известного берлинского зоолога Иоганна Мюллера, посвященные иглокожим. За ним последовали Альберт Келликер из Вюрцбурга, писавший о каракатицах (или головоногих моллюсках), Зибольд и Хаксли - о червях и зоофитах, Фриц Мюллер (Дестерро) - о ракообразных, Вейсман - о насекомых и так далее. В последнее время число работников в этой области значительно увеличилось, и было сделано множество новых и удивительных открытий. В некоторых из этих последних работ по эмбриологии можно заметить, что их авторы слишком мало знакомы со сравнительной анатомией и классификацией. Палеонтология, к сожалению, полностью игнорируется многими из этих новых работников, хотя эта интересная наука предоставляет самые важные факты для филогении и, таким образом, часто оказывается очень полезной в онтогенезе.

Очень важный шаг вперед был сделан в нашей науке в 1839 году, когда была создана клеточная теория, и внезапно открылось новое поле для исследований, касающихся эмбриологии. Когда в 1838 году знаменитый ботаник М. Шлейден из Йены с помощью микроскопа показал, что каждое растение состоит из бесчисленного множества элементарных частей, которые мы называем *клетками*, ученик Иоганна Мюллера в Берлине Теодор Шванн сразу же применил это открытие к животному организму. Он показал, что и в животном организме, когда мы рассматриваем его ткани в микроскоп, мы везде находим эти клетки в качестве элементарных единиц. Все различные ткани организма, особенно очень разнородные ткани нервов, мышц, костей, внешней кожи, слизистой оболочки и т. д., первоначально образованы из клеток; то же самое можно сказать и обо всех тканях растения. Эти клетки - отдельные живые существа; они - граждане государства, каковым представляется весь многоклеточный организм. Это важное открытие должно было оказаться полезным для эмбриологии, поскольку оно поставило ряд новых вопросов. Каково отношение клеток к зародышевым слоям? Состоят ли зародышевые слои из клеток, и каково их отношение к клеткам тканей, которые образуются позже? Какое место занимает яйцеклетка в клеточной теории? Является ли сама яйцеклетка клеткой или она состоит из клеток? Эти важные вопросы теперь навязывались эмбриологу клеточной теорией.

Наиболее заметная попытка ответить на эти вопросы, на которые со всех сторон нападали разные ученики, содержится в знаменитой работе Роберта Ремака из Берлина "*Исследования развития позвоночных*" (не переведена) (1851). Этому талантливому ученому удалось путем полной реформы науки преодолеть огромные трудности, которые клеточная теория поначалу поставила на пути эмбриологии. Берлинский анатом Карл Богуслаус Райхерт уже пытался объяснить происхождение тканей. Но эта попытка неминуемо должна была провалиться, так как ее не очень умный автор не был знаком ни с эмбриологией, ни с клеточной теорией, ни даже со строением и развитием тканей в частности. В конце концов Ремак внес порядок в страшную путаницу, которую вызвал Рейхерт; он дал совершенно простое объяснение происхождения тканей. По его мнению, животная яйцеклетка всегда представляет собой *простую клетку*: зародышевые слои, которые развиваются из нее, всегда состоят из клеток; и эти клетки, составляющие зародышевые слои, возникают просто

в результате непрерывного и повторяющегося расщепления (сегментации) первоначальной одиночной клетки. Сначала она делится на две, а затем на четыре клетки; из этих четырех клеток рождаются восемь, затем шестнадцать, тридцать две и так далее. Таким образом, в эмбриональном развитии каждого животного и растения из простой яйцевой клетки путем многократного деления образуется группа клеток, как уже отмечал Келликер в связи с головоногими моллюсками в 1844 году. Клетки этой группы расправляются и образуют листья или пластинки; каждый из этих листьев состоит исключительно из клеток. Клетки разных слоев принимают различную форму, увеличиваются, дифференцируются; в конце концов происходит дальнейшее расщепление (дифференциация) и разделение работы клеток внутри слоев, и из них возникают все различные ткани организма.

Таковы простые основы *гистогении*, или науки, изучающей развитие тканей ("*гиста*"), как она была создана Ремаком и Келликером. Ремак, более точно определив роль, которую играют различные зародышевые слои в формировании различных тканей и органов, и применив теорию эволюции к клеткам и тканям, из которых они состоят, поднял теорию зародышевых слоев, по крайней мере в том, что касается позвоночных, до высокой степени совершенства.

Ремак показал, что из двух зародышевых слоев, составляющих первую простую листовидную структуру тела позвоночного (или "зародышевый диск"), образуются три слоя, так как нижний слой распадается на две пластинки. Эти три слоя имеют вполне определенное отношение к различным тканям. Во-первых, из наружного, или верхнего, слоя развиваются клетки, образующие наружную кожу тела (эпидермис) с ее различными зависимостями (волоски, ногти и т. д.), то есть всю наружную оболочку тела; из этого же слоя любопытным образом развиваются клетки, образующие центральную нервную систему, головной и спинной мозг. Во-вторых, внутренний, или нижний, зародышевый слой дает начало только клеткам, образующим эпителий (всю внутреннюю выстилку) пищеварительного канала и всего, что от него зависит (легкие, печень, поджелудочная железа и т. д.), или тканям, которые получают и готовят питание для организма. Наконец, средний слой дает начало всем остальным тканям тела, мышцам, крови, костям, хрящам и т. д. Далее Ремак доказал, что этот средний слой, который он называет "моторно-зародышевым", подразделяется на два вторичных слоя. Таким образом, мы снова видим четыре слоя, на которые указывал Бэр. Наружный вторичный листок среднего слоя (у Бэра - "мышечный слой") Ремак называет "кожным слоем" (лучше сказать, кожно-волокнистым); он образует наружную стенку тела (истинную кожу, мышцы и т. д.). Внутреннему вторичному листку (у Бэра - "сосудистому слою") он дал название "алиментарно-волокнистый слой"; он образует наружную оболочку пищеварительного канала с брыжейкой, сердцем, кровеносными сосудами и т. д.

На этом прочном фундаменте, заложенном Ремаком для *гистогении*, или науки о формировании тканей, наши знания постепенно наращивались и расширялись в деталях. Было несколько попыток ограничить и даже разрушить принципы Ремака. Особенно два анатома, Рейхерт (Берлин) и Вильгельм Хис (Лейпциг), в своих работах пытались представить новую концепцию эмбрионального развития позвоночных, согласно которой два первичных зародышевых слоя не были бы единственным источником формирования. Но эти усилия были настолько серьезно омрачены незнанием сравнительной анатомии, несовершенным знакомством с онтогенезом и полным пренебрежением к филогенезу, что они не могли иметь более чем мимолетный успех. Мы можем только объяснить, как эти любопытные нападки Рейхерта и Хиса стали на некоторое время рассматриваться как достижения общего недостатка дискриминации и понимания истинного объекта эмбриологии.

В 1868 году Вильгельм Хис опубликовал обширные "Исследования *самой ранней формы тела позвоночных*"^[9], один из курьезов эмбриологической литературы. Автор воображает, что он может построить "механическую теорию эмбрионального развития", просто дав точное описание эмбриологии цыпленка, без какого-либо учета сравнительной анатомии и филогении, и таким образом впадает в ошибку, почти не имеющую аналогов в истории биологической литературы. В качестве окончательного результата своих кропотливых исследований он сообщает нам, "что сравнительно простой закон роста является единственной существенной вещью в первом развитии. Любое образование, будь то расщепление слоев, складывание или полное деление, является следствием этого фундаментального закона". К сожалению, он не объясняет, что это за "закон роста"; так же как и другие противники теории отбора, которые хотели бы поставить на ее место великий "закон эволюции", не сообщают нам ничего о его природе. Тем не менее, из работ Хиса совершенно ясно, что он представляет себе конструктивную природу как некоего искусного портного. Изобретательному оператору удастся вызвать к существованию, путем "эволюции", все различные формы живых существ, разрезая различными способами зародышевые слои, сгибая и складывая, растягивая и расщепляя, и т.д.

[9] Ни одна из работ Хиса не была переведена на английский язык.

Эмбриологические теории Хиса вызвали большой интерес в момент публикации и вызвали немало литературы в последние несколько десятилетий. Он утверждал, что самые сложные части органического строения (например, развитие мозга) он объясняет простейшим образом на механических принципах и выводит их непосредственно из простых физических процессов (например, неравномерного распределения деформации в упругой пластине). Совершенно верно, что механистическое или монистическое объяснение (или редукция природных процессов) является идеалом современной науки, и этот идеал был бы реализован, если бы нам удалось выразить эти формирующие процессы в математических формулах. Поэтому в своих эмбриологических работах он вставляет множество цифр и измерений и придает им вид "точной" учености, помещая в них множество математических таблиц. К сожалению, они не имеют никакой ценности и нисколько не помогают нам в формировании "точного" знакомства с эмбриональными явлениями. Более того, они вообще сбиваются с истинного пути, пренебрегая филогенетическим методом; это, по его мнению, "просто окольный путь", и он "совсем не нужен для объяснения фактов эмбриологии", которые являются прямым следствием физиологических принципов. То, что он принимает за простой физический процесс - например, складывание зародышевых слоев (при формировании продолговатого мозга, пищеварительной трубки и т.д.) - на самом деле является прямым результатом роста различных клеток, образующих эти органические структуры; но эти движения роста передаются по наследству от родителей и предков и являются лишь наследственным повторением бесчисленных филогенетических изменений, происходивших на протяжении тысячелетий в расовой истории указанных предков. Каждое из этих исторических изменений, конечно, изначально было обусловлено адаптацией, то есть было физиологическим и сводилось к механическим причинам. Но у нас, естественно, нет возможности наблюдать их сейчас. Только благодаря гипотезам науки об эволюции мы можем составить приблизительное представление об органических звеньях этой исторической цепи.

Все лучшие исследования последних лет в области эмбриологии животных привели к подтверждению и развитию теории зародышевых слоев Баера и Ремака. Одним из самых важных достижений в этом направлении за последнее время стало открытие того, что два первичных слоя, из которых построено тело всех позвоночных (включая человека),

присутствуют и у всех беспозвоночных, за единственным исключением самой низкой группы - одноклеточных простейших. Хаксли обнаружил их у медузы в 1849 году. Он показал, что два слоя клеток, из которых развивается тело этого зоофита, соответствуют, как морфологически, так и физиологически, двум первоначальным зародышевым слоям позвоночных. Наружный слой, из которого происходит внешняя кожа и мышцы, был назван Оллманом (1853) "эктодермой" (наружный слой, или кожа); внутренний слой, из которого формируются пищеварительные и репродуктивные органы, был назван "энтодермой" (= внутренний слой). В 1867 году и в последующие годы открытие зародышевых слоев было распространено и на другие группы беспозвоночных. В частности, неумимый русский зоолог Ковалевский обнаружил их во всех самых разнообразных отделах беспозвоночных - червях, туниках, иглокожих, моллюсках, членистоногих и т. д.

В своей монографии о губках (1872) я доказал, что эти два первичных зародышевых слоя встречаются и в этой группе, и что их можно проследить от нее вплоть до человека, через все различные классы, в идентичной форме. Эта "гомология двух первичных зародышевых слоев" распространяется на всех метазоа, или тканеобразующих животных, то есть на все животное царство, за исключением его низшей части - одноклеточных существ, или простейших. Эти низкоорганизованные животные не образуют зародышевых слоев, а значит, не могут образовать настоящую ткань. Все их тело состоит из одной клетки (как у амёбæ и инфузорий) или из рыхлого скопления слабо дифференцированных клеток, хотя оно может и не достигать полного строения одной клетки (как у монеры). Но у всех остальных животных яйцеклетка сначала разрастается на два первичных слоя - наружный, или *животный* (эктодерма, эпибласт или эктобласт), и внутренний, или *растительный* (энтодерма, гипобласт или эндобласт); из них формируются ткани и органы. Первым и самым древним органом всех метазоа является примитивный кишечник (или прогастер) и его отверстие - примитивный рот (prostoma). Типичная эмбриональная форма метазоа, представленная на некоторое время этой простой структурой двухслойного тела, называется *гастроулой*; ее следует рассматривать как наследственное воспроизведение некоего примитивного общего предка метазоа, которого мы называем *гастроулой*. Это относится и к губкам, и к другим зоофитам, и к червям, и к моллюскам, и к иглокожим, и к членистоногим, и к позвоночным. Всех этих животных можно объединить под общим названием "кишечнополостные", или метазоа, в отличие от бескишечных простейших.

В своей работе "Исследование *теории желудка*" [не переведена] (1873) я указал на важные последствия этой концепции для морфологии и классификации животного мира. Я также разделил царство метазоа на две большие группы, низшие и высшие метазоа. К первой относятся *клеточные* (*coelenterata*), называемые также зоофитами, или растительными. У низших форм этой группы тело в течение всей жизни состоит только из первичных зародышевых слоев, причем клетки иногда более, а иногда менее дифференцированы. Но у высших форм *coelenterata* (кораллы, высшие медузы, ктенофоры и платоды) между двумя другими слоями развивается средний слой, или *мезодерма*, часто значительных размеров; но кровь и внутренняя полость все еще отсутствуют.

Второй большой группе метазоа я дал название *coelomaria*, или *bilaterata* (или двусторонние высшие формы). Все они имеют полость внутри тела (*coeloma*), и у большинства из них есть кровь и кровеносные сосуды. К ним относятся шесть высших стеблей животного царства: аннуляты и их потомки, моллюски, иглокожие, артикуляты, туники и позвоночные. У всех этих билатеральных организмов двустороннее тело образовано из четырех вторичных зародышевых слоев, из которых два внутренних строят стенку пищеварительного канала, а два наружных - стенку тела. Между этими двумя парами слоев находится полость (*coeloma*).

Хотя в своем исследовании "*Теория гаструлы*" я особо подчеркивал большое морфологическое значение этой полости и пытался доказать значение четырех вторичных зародышевых слоев в организации келомарии, мне не удалось удовлетворительно решить сложный вопрос о способе их происхождения. Это было сделано восемь лет спустя братьями Оскаром и Ричардом Гертвиг в их тщательных и обширных сравнительных исследованиях. В своей блестящей работе "*Теория Coelum: An Attempt to Explain the Middle Germinal Layer* [не переведено] (1881) они показали, что у большинства метазоа, особенно у всех позвоночных, полость тела возникает одинаково, путем выроста двух мешочков из внутреннего слоя. Эти два мешочка исходят из зачаточного рта гастролы, расположенного между двумя первичными слоями. Внутренняя пластинка двухслойного мешочка (висцеральный слой) соединяется с энтодермой; наружная пластинка (париетальный слой) соединяется с эктодермой. Таким образом, образуется двухслойная стенка кишечника внутри и двухслойная стенка тела снаружи, а между ними - полость тельца, образованная смещением правой и левой тельцевых сисек. Более подробно мы рассмотрим это в главе X.

Множество новых точек зрения и свежих идей, предложенных моей теорией гастролы и теорией тельца Гертвига, привели к публикации ряда работ, посвященных теории зародышевых слоев. Большинство из них поначалу выступали против нее, но в конце концов большинство поддержало ее. В последние годы обе теории в своих основных чертах принимаются практически всеми компетентными учеными, и в эту некогда темную и противоречивую область исследований были внесены свет и порядок. Еще одним поводом для поздравлений по поводу этого решения великого эмбриологического спора является то, что оно принесло с собой признание необходимости филогенетического изучения и объяснения.

Интерес и практика эмбриологических исследований были замечательно стимулированы в течение последних тридцати лет благодаря этой оценке филогенетических методов. В настоящее время сотни усердных и способных наблюдателей занимаются развитием сравнительной эмбриологии и ее становлением на основе эволюции, тогда как несколько десятилетий назад их насчитывалось всего несколько десятков. Перечисление даже самых важных из бесчисленного множества ценных работ, обогативших эмбриологическую литературу с тех пор, заняло бы слишком много времени. Ссылки на них можно найти в новейших руководствах по эмбриологии Келликера, Бальфура, Гертвига, Коллмана, Коршеля и Хайдера.

Книга Келликера "*Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höherer Thiere*", первое издание которой вышло сорок два года назад, обладала редким для того времени достоинством - она собрала в презентабельную форму разрозненные достижения науки и изложила их в некотором единстве на основе клеточной теории и теории зародышевых слоев. К сожалению, выдающийся вюрцбургский анатом, которому сравнительная анатомия, гистология и онтогенез обязаны столь многим, выступает против теории происхождения вообще и дарвинизма в частности. Все остальные упомянутые мною руководства занимают решительную позицию в отношении эволюции. Фрэнсис Бальфур тщательно собрал и представил в своем "*Руководстве по сравнительной эмбриологии*" (1880) весьма разрозненную и обширную литературу по этому вопросу; он также расширил основы теории гастрологии путем сравнительного описания развития органов из зародышевых слоев во всех основных группах животного царства и дал самую тщательную эмпирическую поддержку сформулированным мною принципам. Сравнение его работы с превосходным "*Учебником эмбриологии позвоночных*" (1890) [перевод 1895] Коршеля и Хайдера показывает, какой поразительный прогресс был достигнут в этой науке за десять лет. Я бы

особенно рекомендовал руководства Юлиуса Кольмана и Оскара Гертвига тем читателям, которых эти главы по эмбриологии человека побудят к дальнейшему изучению. Работа Коллманна заслуживает похвалы за ясное изложение предмета и очень хорошие оригинальные иллюстрации; ее автор твердо придерживается биогенетического закона и использует его на протяжении всего времени с большой пользой. Совсем иначе обстоит дело в недавно вышедшем *"Учебнике эмбриологии человека и млекопитающих"* Оскара Гертвига [переводы 1892 и 1899] (седьмое издание 1902 г.). В последнее время этот талантливый анатом часто цитируется как противник биогенетического закона, хотя сам он еще тридцать лет назад доказал его большую ценность. Его недавнее колебание отчасти объясняется робостью, с которой наши "точные" ученые относятся к гипотезам, хотя без них невозможно продвинуться в объяснении фактов. Тем не менее, чисто описательная часть эмбриологии в *"Учебнике"* Гертвига является очень тщательной и надежной.

В последнее десятилетие девятнадцатого века очень усердно изучается новая отрасль эмбриологических исследований - "экспериментальная эмбриология". Огромное значение, которое придавалось применению физических экспериментов к живому организму в течение последних ста лет, и ценные результаты, которые они дали физиологии в изучении жизненных явлений, привели к распространению их на эмбриологию. Я был первым, кто провел эксперименты такого рода во время четырехмесячного пребывания на Канарском острове Лансероте в 1866 году. Там я провел тщательное исследование почти неизвестной эмбриологии сифонофор. Я разрезал несколько эмбрионов этих животных (которые свободно развиваются в воде и проходят через очень любопытные превращения) на ранней стадии на несколько частей и обнаружил, что из каждой частицы развивается свежий организм (более или менее полный, в зависимости от размера частицы). Совсем недавно некоторые из моих учеников провели аналогичные эксперименты с эмбрионами позвоночных (особенно лягушки) и некоторых беспозвоночных. Вильгельм Ру, в частности, провел обширные эксперименты и создал на их основе специальную "механическую эмбриологию", которая вызвала множество дискуссий и споров. С 1895 года Ру издавал специальный журнал по этим вопросам, *Archiv für Entwicklungsmechanik*. Материалы, публикуемые в нем, очень разнообразны по своей ценности. Многие из них представляют собой ценные работы по физиологии и патологии эмбриона. Патологические эксперименты - помещение эмбриона в ненормальные условия - дали много интересных результатов; так же как физиология нормального организма долгое время черпала помощь из патологии больного организма. Другие механико-эмбриологические статьи возвращаются к ошибочным методам Егора и только вводят в заблуждение. Это следует сказать о многих работах механической эмбриологии, которые занимают враждебную позицию по отношению к теории происхождения и ее главному эмбриологическому основанию - биогенетическому закону. Этот закон, однако, при правильном понимании, не противостоит, а является лучшей и самой надежной опорой обоснованной механической эмбриологии. Беспристрастное размышление и должное внимание к палеонтологии и сравнительной анатомии должны убедить этих односторонних механицистов в том, что открытые ими факты и, более того, весь эмбриологический процесс не могут быть полностью поняты без теории происхождения и биогенетического закона.

Глава IV.

БОЛЕЕ ДРЕВНИЙ ФИЛОГЕНЕЗ

Эмбриология человека и животных, историю которой мы рассмотрели в двух последних главах, еще сорок лет назад была в основном описательной наукой. Ранние исследования в этой области были направлены главным образом на открытие путем тщательного наблюдения удивительных фактов эмбрионального развития животного организма из яйцеклетки. Еще сорок лет назад никто не осмеливался нападать на вопрос о *причинах* этих явлений. На протяжении целого столетия, с 1759 года, когда появилась солидная работа Вольфа "*Theoria generationis*", до 1859 года, когда Дарвин опубликовал свое знаменитое "Происхождение видов", истинные причины эмбриональных процессов оставались совершенно неизвестными. Никому не приходило в голову искать органы, которые вызывают эту чудесную последовательность структур. Задача считалась настолько сложной, что практически выходила за пределы человеческой мысли. Чарльзу Дарвину было поручено посвятить нас в познание этих причин. Это заставляет нас признать в этом великом гении, совершившем полный переворот во всей области биологии, одновременно основателя нового периода в эмбриологии. Правда, Дарвин очень мало занимался непосредственными эмбриологическими исследованиями, и даже в своем главном труде он лишь вскользь касается эмбриональных явлений; но своей реформой теории происхождения и основанием теории отбора он дал нам средство достигнуть настоящего знания причин эмбрионального формирования. В этом, на мой взгляд, и заключается главная особенность неисчислимого влияния Дарвина на всю науку об эволюции.

Когда мы обращаемся к этому последнему периоду эмбриологических исследований, мы переходим ко второму разделу органической эволюции - стволу эволюции, или филогении. В главе I я уже указывал на важную и тесную причинно-следственную связь между этими двумя разделами науки об эволюции - между эволюцией отдельного человека и эволюцией его предков. Мы сформулировали эту связь в биогенетическом законе: более короткая эволюция, индивидуальная, или *онтогенез*, - это быстрое и краткое повторение, сжатая рекапитуляция более крупной эволюции, эволюции вида. В этом принципе выражены все основные положения, касающиеся причин эволюции; и на протяжении всей работы мы будем стремиться подтвердить этот принцип и подкрепить его фактами. Когда мы рассматриваем его *причинное* значение, возможно, лучше было бы сформулировать биогенетический закон следующим образом: "Эволюция вида и стебля (*филона*) показывает нам, в физиологических функциях наследственности и адаптации, обуславливающие причины, от которых зависит эволюция индивидуума"; или, более кратко: "Филогенез - это механическая причина онтогенеза".

Но прежде чем мы рассмотрим великое достижение, благодаря которому Дарвин открыл нам причины эволюции, мы должны взглянуть на усилия более ранних ученых, направленные на достижение этой цели. Наше историческое исследование будет еще короче, чем исследование работы, проделанной в области онтогенеза. Нам предстоит рассмотреть лишь несколько имен. Во главе их стоит великий французский натуралист Жан Ламарк, который в 1809 году впервые обосновал эволюцию как научную теорию. Однако еще до него этой темой занимались главный философ Германии Кант и главный поэт Гете. Но их усилия прошли почти без признания в XVIII веке. Философия природы" возникла лишь в начале девятнадцатого века. За все время до этого никто не осмеливался всерьез поднимать вопрос о происхождении видов, который является кульминационным пунктом филогенеза. Со всех сторон он рассматривался как неразрешимая загадка.

Вся наука об эволюции человека и других животных тесно связана с вопросом о природе видов, или с проблемой происхождения различных животных, которых мы объединяем под названием видов. Таким образом, определение вида становится важным. Хорошо известно, что это определение было дано Линнеем, который в своей знаменитой "*Системе природы*" (1735) первым классифицировал и назвал различные группы животных и растений, а также составил упорядоченную схему известных на тот момент видов. С тех пор понятие "вид" стало самым важным и необходимым в описательной естественной истории, в зоологической и ботанической классификации, хотя о его реальном значении ведутся бесконечные споры.

Что же такое этот "органический вид"? Сам Линней напрямую апеллировал к Моисееву повествованию; он считал, что, как сказано в *Бытие*, в начале было создано по одной паре каждого вида животных и растений и что все особи каждого вида являются потомками этих созданных пар. Что касается гермафродитов (организмов, имеющих мужские и женские органы в одном существе), то он считал достаточным предположить создание одной единственной особи, поскольку она была бы полностью компетентна для размножения своего вида. Развивая эти мистические идеи, Линней заимствовал из *Бытия* рассказ о потопе и Ноевом ковчеге как основу для науки о географическом и топографическом распределении организмов. Он принял историю о том, что все растения, животные и люди на земле были сметены вселенским потопом, кроме пар, сохранившихся с Ноем в ковчеге, и в конце концов высадились на горе Арарат. Эта гора показалась Линнею особенно подходящей для высадки, поскольку она достигает высоты более 16 000 футов и, таким образом, обеспечивает в своих высших зонах несколько климатических условий, необходимых для различных видов животных и растений: животные, привыкшие к холодному климату, могли оставаться на вершине; те, кто привык к теплоте климату, могли спуститься к подножию; а те, кто требовал умеренного климата, могли оставаться на полпути вниз. С этого момента можно было бы приступить к заселению Земли животными и растениями.

Во времена Линнея невозможно было составить какое-либо научное представление о методе эволюции, поскольку один из основных источников информации - палеонтология - был еще совершенно неизвестен. Эта наука об ископаемых останках вымерших животных и растений очень тесно связана со всем вопросом эволюции. Невозможно объяснить происхождение живых организмов, не обращаясь к ней. Но эта наука возникла гораздо позже. Настоящим основателем научной палеонтологии был Жорж Кювье, самый выдающийся зоолог, который после Линнея работал над классификацией животного мира и совершил полный переворот в систематической зоологии в начале XIX века. В вопросе о природе видов он придерживался Линнея и Моисеевой истории сотворения мира, хотя это было сложнее для него с его знакомством с ископаемыми останками. Он ясно показал, что на Земле обитало множество совершенно разных популяций животных, и утверждал, что в истории нашей планеты следует различать несколько этапов, каждый из которых характеризовался особой популяцией животных и растений. Эти последовательные популяции, по его словам, были совершенно независимы друг от друга, и поэтому сверхъестественный творческий акт, который господствующее вероучение требовало в качестве причины происхождения животных и растений, должен был повторяться несколько раз. Таким образом, целая серия различных творческих периодов должна была сменять друг друга, и в связи с ними он вынужден был предположить, что неоднократно происходили грандиозные революции или катаклизмы - нечто вроде легендарного потопы. Кювье был тем более заинтересован в этих катастрофах и катаклизмах, что геология только начинала заявлять о себе, и в наших знаниях о строении и формировании земной коры наметился большой прогресс. Различные пласты земной коры тщательно изучались, особенно знаменитым геологом Вернером и его школой, а найденные в них окаменелости

классифицировались; эти исследования также указывали на различные творческие периоды. В каждый период земная кора, состоящая из различных пластов, казалось, была по-разному сформирована, как и население животных и растений, которое тогда обитало на ней. Кювье объединил это представление с результатами собственных палеонтологических и зоологических исследований и, пытаясь получить последовательный взгляд на весь процесс истории Земли, сформировал теорию, известную как "катастрофическая теория", или теория земных революций. Согласно этой теории, на Земле произошел ряд мощных катаклизмов, которые внезапно уничтожили все животное и растительное население, обитавшее тогда на ней; после каждого катаклизма происходило новое сотворение живых существ на всей Земле. Поскольку это создание не могло быть объяснено естественными законами, необходимо было обратиться к вмешательству Творца. Эта теория катастроф, которую Кювье изложил в специальном труде, вскоре получила всеобщее признание и сохраняла свои позиции в биологии в течение полувека.

Однако шестьдесят лет назад теория Кювье была полностью ниспровергнута геологами во главе с Чарльзом Лайеллом, самым выдающимся деятелем в этой области науки. Лайель доказал в своих знаменитых *"Принципах геологии"* (1830), что теория ложна в той мере, в какой она касается земной коры; что совершенно излишне привлекать сверхъестественные силы или всеобщие катастрофы для объяснения структуры и образования гор; и что мы можем объяснить их знакомыми силами, которые работают день, изменяя и перестраивая поверхность Земли. Этими причинами являются действие атмосферы и воды в ее различных формах (снег, лед, туман, дождь, течение реки и бурный океан), а также вулканическое действие, оказываемое расплавленной центральной массой. Лайель убедительно доказал, что эти естественные причины вполне достаточны для объяснения всех особенностей строения и формирования земной коры. Поэтому теория катаклизмов Кювье очень скоро была вытеснена из области геологии, хотя еще тридцать лет она оставалась непререкаемым авторитетом в биологии. Все зоологи и ботаники, которые хоть как-то задумывались над вопросом происхождения организмов, придерживались ошибочной идеи Кювье о революциях и новых творениях.

Чтобы проиллюстрировать полный застой в биологии с 1830 по 1859 год в вопросе о происхождении различных видов животных и растений, я могу сказать, основываясь на собственном опыте, что за все время моего обучения в университете я ни разу не слышал ни единого слова, сказанного об этой важнейшей проблеме науки. В то время (1852-1857) мне посчастливилось иметь самых выдающихся мастеров по всем отраслям биологической науки. Ни один из них ни разу не затронул этот вопрос о происхождении видов. Ни слова не было сказано ни о более ранних попытках понять процесс образования живых существ, ни о *"Философской зоологии"* Ламарка, которая в 1809 году предприняла новую атаку на эту проблему. Поэтому легко понять, с каким огромным противодействием столкнулся Дарвин, когда впервые взялся за этот вопрос. Казалось, что его взгляды витают в воздухе, не имея ни малейшего основания для поддержки. До 1859 года весь вопрос о формировании живых существ рассматривался биологами как относящийся к области религии и трансцендентализма; даже в спекулятивной философии, в которой к этому вопросу подходили с разных сторон, никто не решался дать ему серьезную трактовку. Причиной тому была дуалистическая система Иммануила Канта, который преподавал естественную систему эволюции в отношении неорганического мира, но в целом придерживался сверхъестественной системы в отношении происхождения живых существ. Он даже зашел так далеко, что сказал: "Совершенно точно, что мы не можем даже удовлетворительно понять, а тем более объяснить природу организма и его внутренние силы на чисто механических принципах; это настолько точно, что мы можем с уверенностью сказать:

"Абсурдно для человека даже вообразать, что когда-нибудь появится Ньютон, который объяснит происхождение одной травинки естественными законами, не контролируемые замыслом" - такая надежда нам совершенно недоступна". В этих словах Кант определенно принимает дуалистическую и телеологическую точку зрения на биологическую науку.

Тем не менее, Кант иногда отступает от этой точки зрения, особенно в нескольких примечательных отрывках, которые я подробно рассматривал в *"Естественной истории творения"* (глава V), где он выражается в противоположном, или монистическом, смысле. Фактически, эти отрывки, как я показал, могли бы оправдать человека, утверждающего, что он поддерживает теорию эволюции. Однако эти монистические отрывки - лишь отблески света; как правило, Кант придерживается в биологии неясных дуалистических идей, согласно которым силы, действующие в неорганической природе, совершенно иные, чем в органическом мире. Эта дуалистическая система преобладает в академической философии и по сей день - большинство наших философов по-прежнему считают эти две области совершенно разными. С одной стороны, это неорганический или "безжизненный" мир, в котором действуют только механические законы, действующие обязательно и без замысла, а с другой - органическая природа, в которой ни одно из явлений не может быть правильно понято, ни в отношении их внутренней природы, ни в отношении их происхождения, кроме как в свете заранее продуманного замысла, осуществляемого конечными или целенаправленными причинами.

Распространенность этого злополучного дуалистического предрассудка не позволяла основной массе людей рассматривать проблему происхождения видов и связанный с ней вопрос о происхождении человека как научный вопрос вплоть до 1859 года. Тем не менее, несколько выдающихся студентов, свободных от существующих предрассудков, начали в начале девятнадцатого века серьезную атаку на эту проблему. Заслуга в этом принадлежит, в частности, так называемой "старой школе натурфилософии", которую так часто искажают, и в которую входили Жан Ламарк, Бюффон, Жоффруа Сент-Илер и Бленвиль во Франции; Вольфганг Гете, Рейнгольд Тревиранус, Шеллинг и Лоренц Окен в Германии [и Эразм Дарвин в Англии].

Талантливым натурфилософом, который подошел к этому сложному вопросу с наибольшей проникательностью и полнотой, был Жан Ламарк. Он родился в Базентене, в Пикардии, 1 августа 1744 года; он был сыном священнослужителя и предназначался для церкви. Но он отказался искать славы в армии и в конце концов посвятил себя науке.

Его *"Зоологическая философия"* была первой научной попыткой набросать реальный ход происхождения видов, первой "естественной историей сотворения" растений, животных и человека. Но, как и в случае с книгой Вольфа, эта удивительно способная работа не имела никакого влияния; ни один, ни другой не смогли добиться признания у своих предвзятых современников. Ни один ученый не проявил интереса к этой работе и не развил содержащиеся в ней зародыши важнейших биологических истин. Самые выдающиеся ботаники и зоологи полностью отвергли ее и даже не соизволили ответить на нее. Кювье, живший и работавший в том же городе, не счел нужным посвятить ни одного слова этому великому достижению в своем мемуаре о прогрессе наук, в котором нашлось место самым ничтожным наблюдениям. Короче говоря, *"Зоологическая философия"* Ламарка разделила судьбу теории развития Вольфа, и в течение полувека ее игнорировали и пренебрегали ею. Немецкие ученые, особенно Окен и Гете, которые в то же время были заняты подобными рассуждениями, похоже, ничего не знали о работе Ламарка. Если бы они знали о ней, она бы

им очень помогла и, возможно, продвинула бы теорию эволюции гораздо дальше, чем они сочли возможным сделать.

Чтобы дать представление об огромном значении *"Философии зоологии"*, я вкратце объясню главную мысль Ламарка. Он считал, что между живыми и неживыми существами нет существенной разницы. Природа - это единая и связанная система явлений, а силы, которые формируют неживые тела, действуют только в царстве живых существ. Поэтому мы должны использовать один и тот же метод исследования и объяснения в обеих областях. Жизнь - это только физическое явление. Все растения и животные, а также человек во главе их, должны объясняться механическими или эффективными причинами, без какой-либо апелляции к конечным причинам, как и в случае с минералами и другими неорганическими телами. Это в равной степени относится и к происхождению различных видов. Для объяснения этого мы должны исходить не из первоначального создания или повторного создания (как в теории Кювье), а из естественной, непрерывной и необходимой эволюции. Весь эволюционный процесс был непрерывным. Все виды животных и растений, которые мы видим сегодня или которые когда-либо жили, произошли естественным образом от более ранних и различных видов; все они происходят от одного общего вида или от нескольких общих предков. Эти далекие предки должны были быть довольно простыми организмами самого низкого типа, возникшими путем самопроизвольного образования из неорганической материи. Последующие виды постоянно изменялись в результате адаптации к меняющейся среде (особенно в результате использования и привычки) и передавали свои изменения своим преемникам по наследству.

Ламарк был первым, кто сформулировал в качестве научной теории естественное происхождение живых существ, включая человека, и довел эту теорию до крайних выводов - возникновение самых ранних организмов путем спонтанной генерации (или абиогенеза) и происхождение человека от ближайшего родственника млекопитающих - обезьяны. Последний пункт, представляющий для нас особый интерес, он пытался объяснить теми же механизмами, которые он обнаружил в естественном происхождении растительных и животных видов. Главными из них он считал использование и привычку (адаптацию), с одной стороны, и наследственность - с другой. Наиболее важные изменения органов растений и животных обусловлены, по его мнению, функцией этих самых органов, их использованием или неиспользованием. Вот несколько примеров: дятел и птица-жужжалка получили свои особенные длинные языки от привычки извлекать пищу языком из глубоких и узких складок или каналов; лягушка развила паутину между пальцами ног благодаря собственному плаванью; жираф удлинил шею, дотянувшись до высоких ветвей деревьев, и так далее. Совершенно точно, что такое использование или неиспользование органов является важнейшим фактором в органическом развитии, но его недостаточно для объяснения происхождения видов.

К адаптации мы должны добавить наследственность как второй и не менее важный фактор, что прекрасно понимал Ламарк. Он говорил, что изменение органов у одного индивидуума в результате использования или неиспользования незначительно, но оно увеличивается за счет накопления при передаче по наследству из поколения в поколение. Но он полностью упустил принцип, который Дарвин впоследствии признал главным фактором теории трансформации, а именно принцип естественного отбора в борьбе за существование. Отчасти из-за того, что он не смог обнаружить этот чрезвычайно важный элемент, а отчасти из-за плохого состояния всей биологической науки в то время, Ламарку не удалось более прочно утвердить свою теорию общего происхождения человека и других животных.

Независимо от Ламарка, более старая немецкая школа натурфилософии, особенно Рейнхольд Тревираниус в своей "*Биологии*" (1802) и Лоренц Окен в своей "*Натурфилософии*" (1809), обратили свое внимание на проблему эволюции примерно в конце восемнадцатого и начале девятнадцатого века. Я описал его работу в своей "*Истории творения*" (глава iv). Здесь же я могу рассказать только о гениальном человеке, чьи эволюционные идеи представляют особый интерес, - величайшем из немецких поэтов, Вольфганге Гете. Благодаря своей зоркости к красотам природы и глубокому пониманию ее жизни, Гете рано увлекся изучением различных естественных наук. Это было любимым занятием в часы досуга на протяжении всей его жизни. Особое и продолжительное внимание он уделял теории цветов. Но наиболее ценными из его научных исследований являются те, которые касаются "живой, славной, драгоценной вещи" - организма. Он глубоко изучил науку о строении, или морфологию (*morphæ* = формы). Здесь, с помощью сравнительной анатомии, он получил самые блестящие результаты и намного опередил свое время. Можно упомянуть, в частности, его позвоночную теорию черепа, открытие шишковидной железы у человека, систему метаморфоз растений и т. д. Эти морфологические исследования привели Гете к изучению формирования и модификации органических структур, которые мы должны считать первыми зародышами науки об эволюции. Он настолько близко подошел к теории происхождения, что мы должны рассматривать его, после Ламарка, как одного из самых ранних ее основателей. Правда, он так и не сформулировал полной научной теории эволюции, но мы находим ряд замечательных предположений о ней в его великолепных разносторонних эссе по морфологии. Некоторые из них действительно относятся к самым основным идеям науки об эволюции. Например, он говорит (1807): "Когда мы сравниваем растения и животных в их самых рудиментарных формах, почти невозможно провести между ними различие. Но мы можем сказать, что растения и животные, начиная с почти неразрывной близости, постепенно продвигаются по двум расходящимся линиям, пока, наконец, растение не вырастает в прочное, долговечное дерево, а животное достигает в человеке высшей степени подвижности и свободы". То, что Гете не просто поэтически, а в буквальном генеалогическом смысле говорил об этом близком родстве органических форм, ясно из других замечательных отрывков, в которых он говорит об их внешнем разнообразии и единстве внутренней структуры. Он считает, что каждое живое существо возникло в результате взаимодействия двух противоположных формирующих сил или импульсов. Внутренняя или "центростремительная" сила, тип или "импульс к спецификации", стремится поддерживать постоянство конкретных форм в череде поколений: это и есть *наследственность*. Внешняя, или "центробежная", сила, элемент вариации, или "импульс к метаморфозе", постоянно модифицирует виды, изменяя среду их обитания: это *адаптация*. В этих значительных концепциях Гете очень близко подошел к признанию двух великих механических факторов, которые мы сегодня считаем главными причинами формирования видов.

Однако, чтобы оценить взгляды Гёте на морфологию, необходимо связать его явно монистическую концепцию природы с его пантеистической философией. Очень характерен тот теплый и живой интерес, с которым он в последние годы жизни следил за спорами современных французских ученых, особенно за борьбой между Кювье и Жоффруа Сент-Илером (см. гл. iv "*Истории творения*"). Необходимо также знать его стиль и общий ход мыслей, чтобы правильно оценить многочисленные ссылки на эволюцию, встречающиеся в его работах. В противном случае есть вероятность совершить серьезные ошибки.

В конце XVIII века он настолько близко подошел к принципам эволюционной науки, что его вполне можно назвать первым предтечей Дарвина, хотя он и не зашел так далеко, чтобы сформулировать эволюцию как научную систему, как это сделал Ламарк.

Глава V. СОВРЕМЕННАЯ НАУКА ОБ ЭВОЛЮЦИИ

Прогрессом научного знания мы в такой степени обязаны "*Происхождению видов*" Дарвина, что его влияние почти не имеет аналогов в истории науки. Литература о дарвинизме растет день ото дня, причем не только со стороны академической зоологии и ботаники - наук, на которые теория Дарвина повлияла в первую очередь, - но и в гораздо более широком кругу, так что мы видим, что дарвинизм обсуждается в популярной литературе с такой энергией и изюминкой, которые не присущи ни одной другой научной концепции. Этот замечательный успех объясняется главным образом двумя обстоятельствами. Во-первых, за последние полвека все науки, и особенно биология, добились поразительного прогресса и предоставили огромное количество доказательств теории эволюции. Разительный контраст с неудачей Ламарка и более старых ученых привлечь внимание к своим попыткам объяснить происхождение живых существ и человека, составляет вторая и успешная попытка Дарвина, который смог собрать в свою поддержку большое количество установленных фактов. Воспользовавшись уже достигнутым прогрессом, он смог привести совсем другие научные доказательства, чем Ламарк, Сент-Илер, Гете или Тревиранус. Но, во-вторых, мы должны признать, что Дарвину принадлежит особое отличие: он подошел к этому вопросу с совершенно новой стороны и положил в основу теории происхождения последовательную систему, которая сегодня носит название дарвинизма.

Ламарк безуспешно пытался объяснить модификацию организмов, происходящих от общей формы, главным образом действием привычки и использованием органов, хотя и с помощью наследственности. Но успех Дарвина был полным, когда он самостоятельно попытался дать механическое объяснение, на совершенно новой основе, этой модификации растительных и животных структур путем адаптации и наследственности. К теории отбора его подтолкнули следующие соображения. Он сравнил происхождение различных видов животных и растений, которые мы изменяем искусственно - путем действия искусственного отбора в садоводстве и среди домашних животных, - с происхождением видов животных и растений в их естественном состоянии. Затем он обнаружил, что те механизмы, которые мы используем при изменении форм путем искусственного отбора, действуют и в природе. Главным из них он считал "борьбу за жизнь". Суть этой специфически дарвиновской идеи выражается в такой формуле: Борьба за существование производит новые виды без преднамеренного замысла в жизни природы, подобно тому, как воля человека сознательно отбирает новые расы в искусственных условиях. Садовник или фермер выбирает новые формы по своему усмотрению для собственной выгоды, изобретательно используя наследственность и адаптацию для модификации структур; так и в естественном состоянии борьба за жизнь всегда бессознательно модифицирует различные виды живых существ. Эта борьба за жизнь, или конкуренция организмов за средства к существованию, происходит без какого-либо сознательного замысла, но она не менее эффективна в изменении структур. По мере того как наследственность и адаптация вступают в теснейшее взаимное действие под ее влиянием, возникают новые структуры или изменения структуры; они целенаправленны в том смысле, что служат организму, когда формируются, но они были созданы без какой-либо заранее обдуманной цели.

Эта простая идея является центральной мыслью дарвинизма, или теории отбора. Дарвин задумал эту идею в раннем возрасте, а затем более двадцати лет работал над сбором эмпирических доказательств в ее поддержку, прежде чем опубликовать свою теорию. Его

дед, Эразм Дарвин, был способным ученым старой натурфилософской школы, опубликовавшим в конце XVIII века ряд натурфилософских работ. Наиболее важной из них является его *"Зоономия"*, опубликованная в 1794 году, в которой он излагает взгляды, близкие к взглядам Гете и Ламарка, не зная ничего о работах этих современников. Однако в трудах деда пластическое воображение скорее опережало рассудительность, в то время как у Чарльза Дарвина они были лучше сбалансированы.

Дарвин не публиковал изложения своей теории до 1858 года, когда Альфред Рассел Уоллес, самостоятельно пришедший к той же теории отбора, опубликовал свой труд. В следующем году появилось *"Происхождение видов"*, в котором он подробно развивает ее и подкрепляет массой доказательств. Уоллес пришел к тому же выводу, но он не так ясно, как Дарвин, представлял себе эффективность естественного отбора в формировании видов и не развивал теорию так полно. Тем не менее, труды Уоллеса, особенно по мимикрии и т.д., а также восхитительная работа *"Географическое распределение животных"*, содержат много прекрасных оригинальных вкладов в теорию отбора. К сожалению, этот талантливый ученый с тех пор посвятил себя спиритизму.^[10]

[10] Дарвин и Уоллес пришли к этой теории совершенно независимо друг от друга. См. *"Вклад Уоллеса в теорию естественного отбора"* (1870) и *"Дарвинизм"* (1891).

Книга Дарвина *"Происхождение видов"* оказала необычайное влияние, хотя и не сразу на специалистов в этой области науки. Зоологам и ботаникам потребовалось несколько лет, чтобы оправиться от изумления, в которое их повергла революционная идея этой работы. Но его влияние на специальные науки, которыми мы, зоологи и ботаники, занимаемся, возрастало год от года; он внес самое здоровое брожение во все отрасли биологии, особенно в сравнительную анатомию и онтогенез, а также в зоологическую и ботаническую классификацию. Таким образом, она произвела почти революцию в господствующих взглядах.

Однако тот момент, который нас в первую очередь интересует, - распространение теории на человека - вообще не был затронут в первой работе Дарвина в 1859 году. В течение нескольких лет считалось, что он и не думал применять свои принципы к человеку, но разделял существующее представление о том, что человек занимает особое положение во Вселенной. Не только невежественные миряне (в частности, несколько богословов), но и многие ученые наивно заявляли, что дарвинизм сам по себе не заслуживает возражений, что его вполне справедливо использовать для объяснения происхождения различных видов растений и животных, но что он совершенно неприменим к человеку.

Тем временем, однако, многим вдумчивым людям, как обывателям, так и ученым, казалось, что это неверно; что происхождение человека от других видов животных, причем сразу от обезьяноподобного млекопитающего, логично и неизбежно вытекает из реформированной теории эволюции Дарвина. Многие ярые противники теории сразу же увидели справедливость этой позиции, и, поскольку это следствие было нетерпимым, они хотели избавиться от всей теории.

Первое научное применение дарвиновской теории к человеку было сделано Хаксли, величайшим зоологом Англии. Этот способный и эрудированный ученый, которому зоология во многом обязана своим прогрессом, опубликовал в 1863 году небольшую работу под названием *"Доказательства места человека в природе"*. В чрезвычайно важных и интересных лекциях, составивших эту работу, он четко доказал, что происхождение человека от обезьяны обязательно следует из теории происхождения. Если эта теория верна, то мы обязаны представить себе животных, наиболее похожих на человека, как тех, от

которых постепенно произошло человечество. Примерно в то же время Карл Фогт опубликовал большую работу на ту же тему. Среди зоологов, которые приняли и преподавали теорию эволюции сразу после публикации книги Дарвина и утверждали, что происхождение человека от низших животных логически вытекает из нее, следует упомянуть Густава Егера и Фридриха Ролле. Последний опубликовал в 1866 году работу о происхождении и положении человека.

Примерно в то же время я попытался во втором томе своей *"Общей морфологии"* (1866) применить теорию эволюции ко всему органическому царству, включая человека.^[11] Я попытался набросать вероятное дерево предков различных классов животного мира, протистов и растений, как это казалось необходимым сделать на основе дарвиновских принципов, и как мы можем сделать сейчас с высокой степенью уверенности. Если теория происхождения, которую впервые четко сформулировал Ламарк и основательно утвердил Дарвин, верна, мы должны быть в состоянии составить естественную классификацию растений и животных в свете их генеалогии и представить себе большие и малые отделы системы как ветви и сучья дерева предков. Восемь генеалогических таблиц, которые я вставил во второй том *"Общей морфологии"*, - это первые наброски такого рода. В главе 27, в частности, я прослеживаю основные этапы происхождения человека, насколько возможно проследить его по позвоночному стволу. Я особенно старался определить, насколько это было возможно в то время, положение человека в классификации млекопитающих и его генеалогическое значение. Я значительно улучшил эту попытку и изложил ее в более популярной форме в гл. xxvi-xxviii моей *"Истории творения"* (1868).^[12]

[11] Хаксли говорил об этой книге "как об одной из величайших научных работ, когда-либо опубликованных" - прим. переводчика.

[12] О которой Дарвин сказал, что *"Происхождение человека"*, вероятно, никогда не была бы написана, если бы он увидел ее раньше - прим. переводчика.

Только в 1871 году, через двенадцать лет после появления *"Происхождения видов"*, Дарвин опубликовал знаменитую работу, которая позволила применить его теорию к человеку и увенчала великолепную структуру его системы. Этой важной работой была *"Происхождение человека и отбор по половому признаку"*. В ней Дарвин с помощью строгой логики сделал вывод, что человек также должен был развиваться из низших видов, и описал важную роль, которую сыграл половой отбор в возвышении человека и других высших животных. Он показал, что тщательный отбор, который полы осуществляют друг с другом в отношении сексуальных отношений и деторождения, и эстетическое чувство, которое высшие животные развивают благодаря этому, имеют огромное значение в прогрессивном развитии форм и дифференциации полов. Когда самцы выбирают самых красивых самок в одном классе животных, а самки - только самых красивых самцов в другом, особые черты и половые признаки все больше подчеркиваются. Фактически, некоторые из высших животных развивают в этой связи более тонкий вкус и суждения, чем сам человек. Но даже в том, что касается человека, именно этому половому отбору мы обязаны семейной жизнью, которая является главной основой цивилизации. Возникновение человеческой расы по большей части объясняется развитым половым отбором, который наши предки осуществляли, выбирая себе пару.

Дарвин в основном принял общие очертания древа предков человека, как я их изложил в *"Общей морфологии и истории творения"*, и признал, что его исследования привели его к тому же выводу. То, что он не стал сразу же применять теорию к человеку в своей первой работе, было похвальным благоразумием; такое продолжение должно было вызвать

сильнейшее противодействие всей теории. В первую очередь необходимо было утвердить ее в отношении животного и растительного мира. Последующее распространение на человека рано или поздно должно было произойти.

Это важно понимать очень четко. Если все живые существа происходят от общего корня, то человек должен быть включен в общую схему эволюции. С другой стороны, если различные виды были созданы по отдельности, то и человек должен был быть создан, а не эволюционировать. Нам приходится выбирать между этими двумя альтернативами. Это невозможно подчеркнуть слишком часто или слишком сильно. *Либо* все виды животных и растений имеют сверхъестественное происхождение - созданы, а не эволюционировали, и в этом случае человек также является результатом творческого акта, как учит религия, *либо* различные виды произошли от нескольких общих, простых предковых форм, и в этом случае человек является высшим плодом на древе эволюции.

Мы можем кратко изложить это в виде следующего принципа: *происхождение человека от низших животных - это особый вывод, который неизбежно следует из общего индуктивного закона всей теории эволюции*. В этом принципе мы имеем четкое и ясное изложение сути дела. В действительности эволюция - это не что иное, как великая индукция, к которой нас вынуждает сравнительное изучение важнейших фактов морфологии и физиологии. Но мы должны делать выводы в соответствии с законами индукции, а не пытаться определить научные истины путем прямых измерений и математических расчетов. При изучении живых существ мы едва ли когда-нибудь сможем прямо и полно, с математической точностью определить природу явлений, как это делается при более простом изучении неорганического мира - в химии, физике, минералогии и астрономии. В последней, особенно, мы всегда можем использовать самый простой и абсолютно безопасный метод - математическое определение. Но в биологии это совершенно невозможно по разным причинам; одна из самых очевидных причин заключается в том, что большинство фактов этой науки очень сложны и слишком запутанны, чтобы допустить прямой математический анализ. Большая часть явлений, с которыми имеет дело биология, - это сложные *исторические процессы*, которые связаны с далеким прошлым и, как правило, могут быть оценены лишь приблизительно. Поэтому нам приходится действовать методом *индукции*, то есть делать общие выводы, поэтапно и с пропорциональной уверенностью, на основе накопления подробных наблюдений. Эти индуктивные выводы не могут вызывать абсолютного доверия, как математические аксиомы; но они приближаются к истине и приобретают все большую вероятность, пропорционально расширению базы наблюдаемых фактов, на которых мы строим свои выводы. Важность этих индуктивных законов не уменьшается от того обстоятельства, что они рассматриваются лишь как временное приобретение науки и могут быть улучшены в любой степени в ходе прогресса научного знания. То же самое можно сказать и о достижениях многих других наук, таких как геология или археология. Как бы они ни изменялись и ни совершенствовались в деталях с течением времени, эти индуктивные истины могут сохранять свою суть неизменной.

Теперь, когда мы говорим, что теория эволюции в понимании Ламарка и Дарвина является индуктивным законом - фактически, величайшей из всех биологических индукций, - мы опираемся, в первую очередь, на факты палеонтологии. Эта наука дает нам возможность непосредственно познакомиться с историческими явлениями смены видов. По тому, в каких условиях мы находим окаменелости в различных пластах земли, мы можем с уверенностью заключить, во-первых, что живое население земли развивалось постепенно, так же четко, как и сама земная кора; и, во-вторых, что в различные геологические периоды сменяли друг друга несколько различных популяций. Современная геология учит, что формирование

Земли происходило постепенно и не было нарушено никакими бурными революциями. И когда мы сравниваем различные виды животных и растений, сменяющие друг друга в истории нашей планеты, мы обнаруживаем, во-первых, постоянное и постепенное увеличение числа видов с древнейших времен до наших дней; и, во-вторых, мы замечаем, что формы в каждой большой группе животных и растений также постоянно совершенствуются с течением времени. Так, среди позвоночных сначала есть только низшие рыбы; затем появляются высшие рыбы, а позже - амфибии. Еще позже впервые появляются три высших класса позвоночных - рептилии, птицы и млекопитающие; среди млекопитающих сначала встречаются только низшие и наименее совершенные формы, и только в очень поздний период появляются плацентарные млекопитающие, а человек принадлежит к самой поздней и молодой их ветви. Таким образом, совершенство форм возрастает, как и разнообразие, от самой ранней к самой поздней стадии. Это факт величайшей важности. Его можно объяснить только с помощью теории эволюции, с которой он находится в полной гармонии. Если различные группы растений и животных действительно произошли друг от друга, мы должны ожидать, что под влиянием естественного отбора их число и совершенство будут увеличиваться, как это происходит в результате чередования окаменелостей.

Сравнительная анатомия предоставляет вторую серию фактов, которые имеют большое значение для формирования нашего индуктивного закона. Эта отрасль морфологии сравнивает взрослые структуры живых существ и ищет в огромном разнообразии органических форм стабильный и простой закон организации, или общий тип, или структуру. С тех пор как Кювье основал эту науку в начале XIX века, она стала излюбленным предметом изучения самых выдающихся ученых. Еще до Кювье Гете получил от нее большой стимул и занялся изучением морфологии. Сравнительная остеология, или философское изучение и сравнение костного скелета позвоночных - один из самых интересных ее разделов, - особенно увлекла его и привела к созданию теории черепа, о которой я уже говорил. Сравнительная анатомия показывает, что внутреннее строение животных каждого стебля и растений каждого класса одинаково в своих существенных чертах, как бы сильно они ни различались внешне. Так, человек имеет столь большое сходство в основных чертах своей внутренней организации с другими млекопитающими, что ни один сравнительный анатом никогда не сомневался в его принадлежности к этому классу. Все внутреннее строение человеческого тела, расположение различных систем органов, распределение костей, мышц, кровеносных сосудов и т. д., а также вся структура этих органов в крупном и мелком масштабе настолько сходны с таковыми у других млекопитающих (таких как обезьяны, грызуны, копытные, китообразные, сумчатые и т. д.), что их внешние различия не имеют никакого значения. Из сравнительной анатомии мы узнаем, что основные черты строения животных настолько сходны в различных классах (всего их пятьдесят-шестьдесят), что все они могут быть объединены в восемь-двенадцать больших групп. Но даже в этих группах - стволовых формах или типах животных - можно доказать, что некоторые органы (особенно пищеварительный канал) изначально были одинаковыми для всех. Только теорией эволюции мы можем объяснить это существенное единство внутреннего строения всех этих животных форм, которые так сильно различаются внешне. Этот удивительный факт можно по-настоящему понять и объяснить, только если рассматривать внутреннее сходство как наследование от общих форм, а внешние различия - как результат адаптации к различным условиям среды.

Признав это, сравнительная анатомия сама поднялась на более высокую ступень. Гегенбаур, самый выдающийся из недавних исследователей этой науки, говорит, что с теорией эволюции начался новый период в сравнительной анатомии, а теория, в свою очередь,

нашла точку опоры в этой науке. "До сих пор в сравнительной анатомии нет ни одного факта, который противоречил бы теории эволюции; более того, все они ведут к ней. Таким образом, теория получает от науки обратно все те услуги, которые она оказала своему методу". До этого времени студенты удивлялись удивительному сходству живых существ в их внутреннем строении, не будучи в состоянии объяснить его. Теперь мы можем объяснить его причины, показав, что это удивительное сходство является необходимым следствием наследования общих стволовых форм, в то время как поразительные различия во внешнем облике - результат адаптации к изменениям окружающей среды. Только наследственность и адаптация дают истинное объяснение.

Но один особый раздел сравнительной анатомии представляет собой высший интерес и имеет в этой связи огромное философское значение. Это наука о рудиментарных или бесполезных органах; я дал ей название "дистелеология" в связи с ее философскими последствиями. Почти каждый организм (за исключением самых низших), и особенно каждое высокоразвитое животное или растение, включая человека, имеет один или несколько органов, которые не приносят пользы самому организму и не участвуют в его функциях или жизненных целях. Так, у каждого из нас в различных частях тела есть мышцы, которыми мы никогда не пользуемся, как, например, в раковине уха и прилегающих к ней частях. У большинства млекопитающих, особенно у тех, у кого заостренные уши, эти внутренние и внешние ушные мышцы оказывают большую услугу в изменении раковины уха, чтобы как можно лучше улавливать звуковые волны. Но в случае с человеком и другими короткоухими млекопитающими эти мышцы бесполезны, хотя и присутствуют. Наши предки давно отказались от их использования, и сегодня мы вообще не можем ими работать. Во внутреннем углу глаза есть небольшая складка кожи в форме полумесяца - это последний реликт третьего внутреннего века, называемого никтирующей (моргающей) мембраной. Эта мембрана очень развита и приносит большую пользу некоторым нашим дальним родственникам, таким как рыбы типа акулы и некоторые другие позвоночные; у нас же она сжата и бесполезна. В кишечнике у нас есть отросток, который не только совершенно бесполезен, но и может быть очень вреден - паразитарный придаток. Этот тонкий кишечный придаток часто является причиной смертельного заболевания. Если во время переваривания пищи в его узкое отверстие протискивается вишневая косточка или другое твердое тело, начинается сильное воспаление, которое часто приводит к летальному исходу. Этот аппендикс не имеет никакой пользы в нашем организме; это опасный реликт органа, который был гораздо больше и приносил большую пользу нашим вегетарианским предкам. Он по-прежнему велик и важен у многих вегетарианских животных, таких как обезьяны и грызуны.

Подобные рудиментарные органы есть во всех частях нашего тела и у всех высших животных. Это одни из самых интересных явлений, с которыми нас знакомит сравнительная анатомия; отчасти потому, что они служат одним из самых ярких доказательств эволюции, а отчасти потому, что они наиболее ярко опровергают телеологию некоторых философов. Теория эволюции позволяет нам дать очень простое объяснение этим явлениям.

Мы должны рассматривать их как органы, пришедшие в негодность в течение многих поколений. С уменьшением использования его функции сам орган постепенно дряхлеет и в конце концов исчезает. Другого способа объяснить рудиментарные органы нет. Поэтому они представляют большой интерес и для философии; они ясно показывают, что *монистический* или механический взгляд на организм является единственно правильным, а *дуалистическая* или телеологическая концепция ошибочна. Древняя легенда о прямом сотворении человека по заранее продуманному плану и пустые фразы о "дизайне" в организме полностью

разбиваются о них. Трудно представить себе более убедительное опровержение телеологии, чем то, что все высшие животные имеют эти рудиментарные органы.

Теория эволюции находит свое самое широкое индуктивное обоснование в естественной классификации живых существ, которая объединяет все различные формы в большие и меньшие группы, в зависимости от степени их родства. Эти группировки или категории классификации - разновидности, виды, роды, семейства, порядки, классы и т. д. - демонстрируют такие постоянные черты координации и субординации, что мы обязаны рассматривать их как *генеалогические* и представлять всю систему в виде ветвящегося дерева. Это генеалогическое древо различных родственных групп; их сходство по форме является выражением реального родства. Поскольку невозможно объяснить каким-либо другим способом естественную древовидную форму системы организмов, мы должны сразу же рассматривать ее как весомое доказательство истинности эволюции. Поэтому тщательное построение этих генеалогических деревьев - не развлечение, а главная задача современной классификации.

Среди основных явлений, свидетельствующих об индуктивном законе эволюции, - географическое распределение различных видов животных и растений по поверхности Земли, а также их топографическое распределение на вершинах гор и в глубинах океана. Научное изучение этих особенностей - "наука о распределении", или хорология (*chora* = место) - ведется с живым интересом со времен открытий, сделанных Александром фон Гумбольдтом. До времен Дарвина работа сводилась к установлению фактов науки и была направлена главным образом на выяснение сфер распространения существующих больших и малых групп живых существ. В то время невозможно было объяснить ни причины такого удивительного распределения, ни то, почему одна группа встречается только в одной местности, а другая - в другой, ни то, почему вообще существует такое многообразное распределение. И здесь теория эволюции дала нам решение проблемы. Она дает единственно возможное объяснение, когда учит, что различные виды и группы видов происходят от общих стволовых форм, чье постоянно разветвляющееся потомство постепенно распространилось по Земле путем миграции. Для каждой группы видов мы должны признать "центр производства", или общий дом; это первоначальная среда обитания, в которой развилась предковая форма, и из которой ее потомки распространились во всех направлениях. Некоторые из этих потомков, в свою очередь, стали стволовыми формами для новых групп видов, которые также рассеялись путем активной и пассивной миграции, и так далее. По мере того как каждый мигрирующий организм находил в новом месте обитания другую среду и приспосабливался к ней, он видоизменялся и давал начало новым формам.

Эта очень важная отрасль науки, занимающаяся вопросами активной и пассивной миграции, была основана Дарвином с помощью теории эволюции; в то же время он выдвинул истинное объяснение замечательного родства или сходства живого населения в любой местности с ископаемыми формами, найденными в ней. Мориц Вагнер очень умело развил свою идею под названием "теория миграции". На мой взгляд, этот знаменитый путешественник довольно сильно переоценил значение своей теории миграции, когда считает ее необходимым условием образования новых видов и противопоставляет теории отбора. Эти две теории не противоположны в своих основных чертах. Миграция (с помощью которой выделяется стволовая форма нового вида) - это действительно лишь частный случай отбора. Яркие и интересные факты хорологии могут быть объяснены только теорией эволюции, и поэтому мы должны причислить их к наиболее важным ее индуктивным основам.

То же самое можно сказать и обо всех удивительных явлениях, которые мы наблюдаем в экономике живого организма. Многочисленные и разнообразные отношения растений и животных друг к другу и к окружающей среде, которые рассматриваются в *бионии* (от *nomos* - закон или норма и *bios* - жизнь), интересные факты паразитизма, домашнего хозяйства, заботы о потомстве, социальных привычек и т. д. могут быть объяснены только действием наследственности и адаптации. Раньше люди видели в этих явлениях лишь руководство благодетельного Провидения, сегодня же мы находим в них восхитительные доказательства теории эволюции. Невозможно понять их иначе, как в свете этой теории и борьбы за жизнь.

Наконец, к главным индуктивным основаниям теории эволюции мы должны, на мой взгляд, отнести фетальное развитие индивидуального организма, всю науку эмбриологию или онтогению. Но поскольку в последующих главах это будет рассмотрено подробно, мне нет необходимости говорить об этом дальше. На следующих страницах я постараюсь шаг за шагом показать, как все эмбриональные явления образуют массивную цепь доказательств теории эволюции, ибо их невозможно объяснить иначе. Таким образом, апеллируя к тесной причинно-следственной связи между онтогенезом и филогенезом и опираясь на биогенетический закон, мы сможем поэтапно доказать на основе фактов эмбриологии эволюцию человека из низших животных.

Всеобщее принятие теории эволюции окончательно закрыло споры о природе или определении вида. Это слово не имеет *абсолютного* значения, а является лишь названием группы или категории классификации, имеющей чисто относительное значение. В 1857 году, правда, известный и талантливый, но неточный и догматичный ученый Луи Агассис попытался придать абсолютное значение этим "категориям классификации". Он сделал это в своем "*Очерке классификации*", в котором перевернул с ног на голову явления органической природы и, вместо того чтобы проследить их естественные причины, рассматривает их через теологическую призму. По его словам, истинный вид (*bona species*) - это "воплощенная идея Творца". К сожалению, эта красивая фраза имеет не больше научной ценности, чем все остальные попытки спасти абсолютную или внутреннюю ценность вида.

Догма о неизменности и сотворении видов потеряла своего последнего великого защитника, когда Агассис умер в 1873 году. Противоположная теория, согласно которой все различные виды происходят от общих стволовых форм, сегодня не встречает серьезных трудностей. Все бесконечные исследования природы вида и возможности происхождения нескольких видов от общего предка завершились сегодня снятием резких границ, которые были установлены между видами и разновидностями, с одной стороны, и видами и родами - с другой. Я дал аналитическое доказательство этого в своей монографии о губках (1872), проведя очень тщательное изучение изменчивости в этой небольшой, но весьма поучительной группе, и показал невозможность проведения какого-либо догматического разграничения видов. В зависимости от того, как классификатор воспринимает свои представления о роде, виде и разнообразии - в широком или в более узком смысле, - он найдет в небольшой группе губок либо один род с тремя видами, либо три рода с 238 видами, либо 113 родов с 591 видом. Более того, все эти формы настолько связаны между собой промежуточными формами, что мы можем убедительно доказать происхождение всех губок от общей стволовой формы - олинтуса.

Здесь, как мне кажется, я дал аналитическое решение проблемы происхождения видов и тем самым удовлетворил требование некоторых противников эволюции о реальном примере происхождения от стволовой формы. Те, кого не удовлетворяют синтетические доказательства теории эволюции, предоставляемые сравнительной анатомией,

эмбриологией, палеонтологией, дистелеологией, хорологией и классификацией, могут попытаться опровергнуть аналитические доказательства, приведенные в моем трактате о губке - результате пятилетнего усердного изучения. Повторяю: теперь невозможно выступать против эволюции на том основании, что у нас нет убедительного примера происхождения всех видов одной группы от общего предка. Монография о губках предоставляет такое доказательство, и, на мой взгляд, неоспоримое доказательство. Любой ученый, который проследит за длительными этапами моего исследования и проверит мои утверждения, обнаружит, что в случае с губками мы можем проследить реальную эволюцию видов в конкретном случае. А если это так, если мы сможем показать происхождение всех видов от общей формы в одном единственном классе, мы получим решение проблемы происхождения человека, потому что мы в состоянии ясно доказать его происхождение от низших животных.

В то же время мы можем ответить на часто повторяющееся утверждение, звучащее даже из уст ученых наших дней, что происхождение человека от низших животных, а в ближайшем будущем от обезьян, еще нуждается в "безусловном доказательстве". Эти "несомненные доказательства" существуют уже давно, стоит только открыть глаза, чтобы их увидеть. Ошибочно искать их в открытии промежуточных форм между человеком и обезьяной или в превращении обезьяны в человека путем искусного воспитания. Доказательства лежат в огромной массе эмпирического материала, который мы уже собрали. В наиболее сильной форме они представлены данными сравнительной анатомии и эмбриологии, дополненными палеонтологией. Сейчас речь идет не о том, чтобы найти новые доказательства эволюции человека, а о том, чтобы изучить и понять те доказательства, которые у нас уже есть.

Я был почти одинок тридцать шесть лет назад, когда в своей "*Общей морфологии*" сделал первую попытку поставить органическую науку на механический фундамент с помощью дарвиновской теории происхождения. Объединение онтогении и филогении и доказательство тесной причинно-следственной связи между этими двумя разделами науки об эволюции, которые я излагал в своей работе, встретили самое яростное сопротивление почти со всех сторон. Следующие десять лет были ужасной "борьбой за жизнь" для новой теории. Но за последние двадцать пять лет ситуация изменилась. Филогенетический метод получил столь широкое признание и нашел столь широкое применение во всех отраслях биологии, что дальнейшее рассмотрение его обоснованности и результатов представляется излишним. Доказательством тому служит вся морфологическая литература последних трех десятилетий. Но ни одна другая наука не была так глубоко изменена в своих ведущих мыслях благодаря этому принятию и не была вынуждена привести к таким далеко идущим последствиям, как та наука, которую я сейчас пытаюсь создать - монистическая антропогения.

Это заявление может показаться довольно смелым, поскольку следующая отрасль биологии, антропология в более строгом смысле слова, очень мало использует эти результаты антропогенеза, а иногда и прямо выступает против них.^[13] Это особенно относится к позиции, которая характеризует Немецкое антропологическое общество (*Deutsche Gesellschaft für Anthropologie*) в течение примерно тридцати лет. Главную ответственность за это несет его влиятельный президент, знаменитый патолог Рудольф Вирхов. До самой своей смерти (5 сентября 1902 года) он не переставал отвергать теорию происхождения как недоказанную и высмеивать ее главное следствие - происхождение человека от ряда предков-млекопитающих - как фантастическую мечту. Достаточно вспомнить его известное выражение на Антропологическом конгрессе в Вене в 1894 году, что "с таким же успехом можно сказать, что человек произошел от овцы или слона, как и от обезьяны".

[13] Это не относится к английским антропологам, которые почти все являются эволюционистами.

Помощник Вирхова, секретарь Немецкого антропологического общества, профессор Йоханнес Ранке из Мюнхена, также неустанно выступает против трансформизма: ему удалось написать работу в двух томах (*Der Mensch*), в которой все факты, касающиеся его организации, объясняются в смысле, враждебном эволюции. Эта работа получила широкое распространение благодаря восхитительным иллюстрациям и грамотному изложению самых интересных фактов анатомии и физиологии - за исключением половых органов! Но поскольку она во многом способствовала распространению ошибочных взглядов среди широкой публики, я включил ее критику в свою *"Историю творения"*, а также познакомился с нападениями Вирхова на антропогенез.

Ни Вирхов, ни Ранке, ни любой другой "точный" антрополог не пытались дать какое-либо другое естественное объяснение происхождению человека. Они либо полностью отбросили этот "вопрос вопросов" как трансцендентальную проблему, либо обратились за ее решением к религии. Мы должны показать, что этот отказ от рационального объяснения совершенно необоснован. Фонд знаний, накопленный в ходе развития биологии в XIX веке, вполне достаточен для того, чтобы дать рациональное объяснение и утвердить теорию эволюции человека на прочных фактах его эмбриологии.

Глава VI. ЯЙЦЕКЛЕТКА И АМЁБА

Для того чтобы ясно понять ход человеческой эмбриологии, мы должны выбрать более важные из ее удивительных и многообразных процессов для более полного объяснения, а затем перейти от них к бесчисленным особенностям меньшей важности. Самой важной особенностью в этом смысле и лучшей отправной точкой для онтогенетического исследования является тот факт, что человек развивается из яйцеклетки, и что эта яйцеклетка представляет собой простую клетку. Человеческая яйцеклетка по своей форме и составу ничем не отличается от яйцеклеток других млекопитающих, в то время как между оплодотворенной яйцеклеткой млекопитающего и яйцеклеткой любого другого животного существует явное различие.

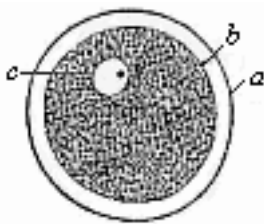


Рис. 1 - **Яйцеклетка человека.** Глобулярная масса желтка (*b*) окружена прозрачной мембраной (оволеммой или *zona pellucida* [*a*]) и содержит нецентральное ядро (зародышевый пузырек, *c*). Ср. рис. 14.

Этот факт настолько важен, что мало кто может не знать о его чрезвычайной значимости; однако в первой четверти XIX века он был совершенно неизвестен. Как мы уже видели, яйцеклетка человека и млекопитающих была открыта только в 1827 году, когда ее обнаружил Карл Эрнст фон Бэр. До этого времени яйцеклетки ошибочно считались более крупными пузырьками, в которых находится настоящая яйцеклетка гораздо меньшего размера. То

важное обстоятельство, что яйцеклетка млекопитающего представляет собой простую клетку, как и яйцеклетки других животных, конечно, не могло быть признано до тех пор, пока не была создана клеточная теория. Это было сделано Шлейденом для растений и Шванном для животных только в 1838 году. Как мы уже видели, клеточная теория оказала величайшую услугу в объяснении человеческого организма и его эмбрионального развития. Поэтому мы должны сказать несколько слов о фактическом состоянии теории и значении предложенных ею взглядов.

Чтобы правильно оценить клеточную теорию, важнейший элемент нашей науки, необходимо прежде всего понять, что клетка - *это единый организм*, самодостаточное живое существо. Когда мы анатомически расчлняем полностью сформировавшееся животное или растение на различные органы, а затем рассматриваем более тонкую структуру этих органов с помощью микроскопа, мы с удивлением обнаруживаем, что все эти различные части в конечном итоге состоят из одного и того же структурного элемента или единицы. Этой общей структурной единицей является клетка. Неважно, препарируем ли мы таким образом лист, цветок или плод, или кость, мышцу, железу, кусочек кожи и т.д.; в каждом случае мы находим один и тот же конечный компонент, который со времен открытия Шлейдена называется клеткой. Существует множество мнений относительно ее реальной природы, но существенным моментом в нашем взгляде на клетку является рассмотрение ее как самодостаточной или независимой живой единицы. Это, по словам Брюкке, "элементарный организм". Мы можем определить ее наиболее точно как конечную органическую единицу, и, поскольку клетки являются единственными активными принципами в каждой жизненной функции, мы можем назвать их "пластидами", или "формирующими элементами". Это единство обнаруживается как в анатомическом строении, так и в физиологических функциях. У протистов весь организм обычно состоит из одной независимой клетки на протяжении всей жизни. Но у тканеобразующих животных и растений, которых подавляющее большинство, организм начинает свою карьеру как простая клетка, а затем вырастает в клетку-сообщество, или, правильнее сказать, организованное клеточное государство. Наше собственное тело на самом деле не является простым единством, каким его принято считать. Напротив, это очень сложная социальная система бесчисленных микроскопических организмов, колония или содружество, состоящее из бесчисленного множества независимых единиц, или очень разных клеток-тканей.

В действительности термин "клетка", существовавший задолго до того, как была сформулирована клеточная теория, выбран не совсем удачно. Шлейден, который впервые ввел его в научный обиход в смысле клеточной теории, дал это название элементарным организмам, потому что, когда вы находите их в препарированном растении, они обычно имеют вид камер, как ячейки в пчелином улье, с твердыми стенками и жидким или тягучим содержимым. Но некоторые клетки, особенно молодые, полностью лишены обволакивающей мембраны, или жесткой стенки. Поэтому сейчас мы обычно описываем клетку как живую, вязкую частицу протоплазмы, заключающую более твердое ядро в своем альбуминоидном теле. Мембрана может присутствовать, как в случае с большинством растений; но она может полностью отсутствовать, как в случае с большинством животных. На первой стадии мембрана вообще отсутствует. Молодые клетки обычно круглые, но в дальнейшем их форма сильно меняется. Иллюстрации этого можно найти в клетках различных частей тела, показанных на рис. 3-7.

Отсюда следует, что в современном представлении клетка состоит из двух различных активных компонентов - внутренней и внешней части. Меньшая и внутренняя часть - это ядро (или *карион*, или *цитобласт*, рис. 1в и рис. 2к). Наружная и большая часть, которая

окружает другую, - это тело клетки (*celleus*, *cytos* или *cytosoma*). Мягкое живое вещество, из которого они состоят, имеет своеобразный химический состав и относится к группе альбуминоидных плазматических веществ ("формообразующее вещество"), или протоплазмы. Важнейший и незаменимый элемент ядра называется нуклеином (или кариоплазмой), тела клетки - пластином (или цитоплазмой). В самых примитивных случаях обе субстанции кажутся довольно простыми и однородными, без какой-либо видимой структуры. Но, как правило, при рассмотрении их под мощным микроскопом мы обнаруживаем в протоплазме определенную структуру. Главной и наиболее распространенной формой этого является волокнистая или сетчатая "нитевидная структура" (Фромман) и пенистая "сотовая структура" (Бючли).

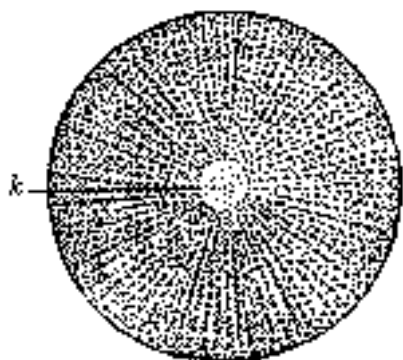


Рис. 2 Стволовая клетка **одного из иглокожих** (цитула, или "первая сегментная клетка" = оплодотворенная яйцеклетка), по *Гертвигу*. *k* - ядро или карион.

Форма или внешний облик клетки бесконечно разнообразен, в соответствии с ее бесконечной способностью приспосабливаться к самым различным видам деятельности или условиям окружающей среды. В своей простейшей форме клетка шаровидная (рис. 2). Эта нормальная круглая форма особенно характерна для клеток простейшего строения, а также для тех, которые развиваются в свободной жидкости без какого-либо внешнего давления. В таких случаях ядро также нередко бывает круглым и расположено в центре клеточного тела (рис. 2к). В других случаях клетки не имеют определенной формы, они постоянно меняют свою форму благодаря автоматическим движениям. Так обстоит дело с амёбами (рис. 15 и 16) и амёбовидными подвижными клетками (рис. 11), а также с очень молодыми яйцеклетками (рис. 13). Однако, как правило, в процессе развития клетка приобретает определённую форму. В тканях многоклеточного организма, в которых ряд сходных клеток связан между собой в силу определенных законов наследственности, форма определяется отчасти формой их соединения, а отчасти их особыми функциями. Так, например, в слизистой оболочке языка мы находим очень тонкие и нежные плоские клетки округлой формы (рис. 3). В наружной коже мы находим такие же, но более жесткие клетки, соединенные между собой пилообразными краями (рис. 4). В печени и других железах находятся более толстые и мягкие клетки, соединенные между собой рядами (рис. 5).

Последние названные ткани (рис. 3-5) относятся к самому простому и примитивному типу - группе "покровных тканей", или эпителиев. В этих "первичных тканях" (к которым относятся и зародышевые слои) простые клетки одного вида расположены слоями. Расположение и форма более сложны во "вторичных тканях", которые постепенно развиваются из первичных, как, например, в тканях мышц, нервов, костей и т. д. В костях, например, которые относятся к группе опорных или соединительных органов, клетки (рис. 6) имеют звездчатую форму и соединены между собой множеством сетчатых переплетений; так же и в тканях зубов (рис. 7),

и в других формах опорных тканей, в которых мягкое или твердое вещество (межклеточное вещество, или основа) вставлено между клетками.



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5

Рис. 3 - Три **эпителиальные клетки** из слизистой оболочки языка.

Рис. 4 - Пять **шиповатых или бороздчатых клеток**, края которых соединены, из наружной кожи (эпидермиса): одна из них (*b*) изолирована.

Рис. 5 - Десять **клеток печени**: одна из них (*b*) имеет два ядра.

Клетки также очень сильно различаются по размеру. Подавляющее большинство из них невидимы невооруженным глазом и видны только в микроскоп (как правило, их диаметр составляет от 1/2500 до 1/250 дюйма). Есть много более мелких плазмид, таких как знаменитые бактерии, которые становятся видны только при очень сильном увеличении. С другой стороны, многие клетки достигают значительных размеров и иногда доходят до нескольких дюймов в диаметре, как, например, некоторые виды ризопод среди одноклеточных протистов (например, радиолярии и таламофоры). Среди клеток тканей животного организма многие мышечные волокна и нервные волокна имеют длину более четырех дюймов, а иногда и более ярда. Среди самых крупных клеток - яйцеклетки, наполненные желтком, как, например, желток в курином яйце, который мы опишем позже (рис. 15).

Клетки также значительно различаются по структуре. В связи с этим следует различать активные и пассивные компоненты клетки. Только первые, или *активные* части клетки, действительно живут и приводят в действие тот удивительный мир явлений, которому мы даем название "органическая жизнь". Первая из них - это внутреннее ядро (*кариоплазма*), а вторая - тело клетки (*цитоплазма*). *Пассивные* части идут третьими; они впоследствии образуются из остальных, и я дал им название "продукты плазмы". Они частично внешние (клеточные мембраны и межклеточное вещество) и частично внутренние (клеточный сок и клеточное содержимое).

Ядро (или карион), обычно имеющее простую округлую форму, вначале (особенно в очень молодых клетках) совершенно бесструктурно и состоит из однородного ядерного вещества, или кариоплазмы (рис. 2к). Но, как правило, в дальнейшем она образует нечто вроде пузырька, в котором можно различить более твердую *ядерную основу* (*кариобазис*) и более мягкую или жидкую *ядерную оболочку* (*кариолимфу*). В ячейке ядерной сети (или на внутренней стороне ядерной оболочки), как правило, находится темное, очень непрозрачное, твердое тело, называемое *нуклеолой*. Многие ядра содержат несколько таких нуклеол (как, например, зародышевый пузырек яйцеклеток рыб и амфибий). Недавно была выделена очень маленькая, но особенно важная часть ядра - *центральное тело* (центросома) - крошечная частица, которая первоначально находится в самом ядре, но

обычно располагается вне его, в цитоплазме; как правило, от нее в цитоплазму отходят тонкие нити. Судя по положению центрального тела по отношению к другим частям, кажется вероятным, что оно имеет большое физиологическое значение как центр движения; однако во многих клетках оно отсутствует.

Клеточное тело также изначально и в своей простейшей форме состоит из однородной вязкой плазматической материи. Но, как правило, только меньшая его часть состоит из живого активного клеточного вещества (протоплазмы), большая - из мертвых, пассивных продуктов плазмы (метаплазмы). Полезно различать внутренние и внешние из них. Внешние продукты плазмы (которые выходят из протоплазмы в виде твердой "структурной материи") - это клеточные мембраны и межклеточное вещество. *Внутренние* плазмпродукты - это либо жидкая клеточная оболочка, либо твердые структуры. Как правило, в зрелых и дифференцированных клетках эти различные части расположены так, что протоплазма (подобно кариоплазме в круглом ядре) образует своего рода скелет или каркас. Пространства этой сети заполнены частично жидкой клеточной оболочкой, а частично - твердыми структурными продуктами.

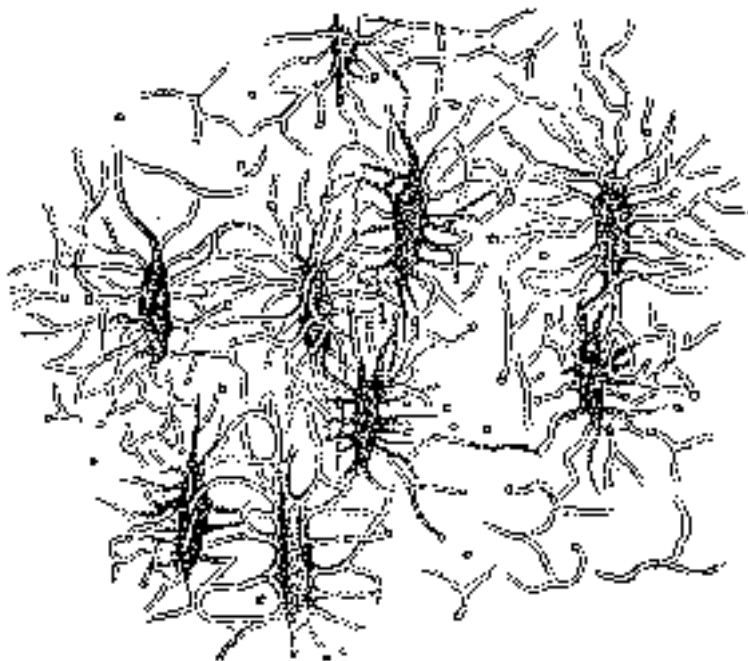


Рис. 6 - Девять **звездчатых костных клеток** с переплетающимися отростками.

Простая круглая яйцеклетка, которую мы взяли за отправную точку нашего исследования (рис. 1 и 2), во многих случаях имеет смутные, безразличные черты типичной примитивной клетки. В качестве контраста и примера очень высокодифференцированной пластыды мы можем рассмотреть крупную нервную клетку, или ганглиозную клетку, из мозга. Яйцеклетка потенциально представляет собой целый организм - другими словами, она обладает способностью создавать из себя все многоклеточное тело. Она является общим родителем всех бесчисленных поколений клеток, образующих различные ткани организма; она объединяет в себе все их силы, хотя только потенциально или в зародыше. В отличие от нее, нервная клетка мозга (рис. 9) развивается по одной жесткой линии. Она не может, подобно яйцеклетке, порождать бесконечные поколения клеток, из которых одни станут клетками кожи, другие - мышцами, а третьи - костями. Но, с другой стороны, нервная клетка приспособлена к выполнению высших жизненных функций; она обладает способностями к ощущению, воле и мышлению. Это настоящая клетка-душа, или элементарный орган психической деятельности. Поэтому она имеет очень сложную и тонкую структуру.



Рис. 7 - Одиннадцать **звездообразных клеток** из эмали зуба, соединенных между собой отростками.

Множество тончайших нитей, как электрические провода в крупном телеграфном центре, пересекаются и перекрещиваются в тонкой протоплазме нервной клетки и расходятся в отростках, которые исходят от нее и связывают ее с другими нервными клетками или нервными волокнами (а, б). Мы можем лишь частично проследить их замысловатые пути в тонкой материи тела клетки.

Здесь мы имеем сложнейший аппарат, тонкую структуру которого мы только начинаем понимать через наши самые мощные микроскопы, но значение которого является скорее предметом догадок, чем знания. Его сложная структура соответствует очень сложным функциям разума. Тем не менее, этот элементарный орган психической деятельности, которых в нашем мозге тысячи, - всего лишь одна клетка. Вся наша психическая жизнь - это лишь результат совместной деятельности всех этих нервных клеток, или клеток души. В центре каждой клетки находится большое прозрачное ядро, содержащее маленькое и темное ядерное тело. Здесь, как и везде, именно ядро определяет индивидуальность клетки; оно доказывает, что вся структура, несмотря на ее сложный состав, представляет собой всего лишь одну клетку.

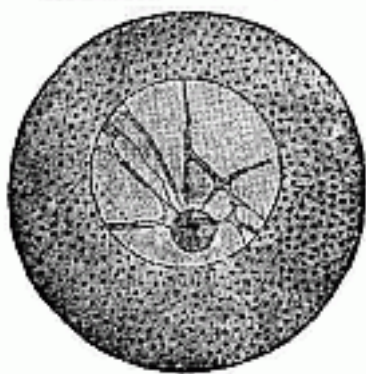


Рис. 8 - Оплодотворенная **яйцеклетка иглокожего** (по Гертвигу). Везикулярное ядро (или "зародышевый пузырек") шаровидное, вдвое меньше круглой яйцеклетки, окружено ядерным каркасом, в центральном узле которого находится темная нуклеола ("зародышевое пятно").

В отличие от этой очень развитой и очень строго дифференцированной психической клетки (рис. 9), наша яйцеклетка (рис. 1 и 2) почти не имеет структуры. Но даже в случае с яйцеклеткой мы должны сделать вывод из ее свойств, что ее протоплазматическое тело имеет очень сложный химический состав и тонкую молекулярную структуру, которая

ускользает от нашего наблюдения. Эта предполагаемая молекулярная структура плазмы теперь общепризнанна; но ее никогда не видели, и, более того, она лежит далеко за пределами микроскопического зрения. Не следует путать ее, как это часто делают, со структурой плазмы (волокнуистой сетью, группами гранул, медовыми сотами и т. д.), которая действительно находится в поле зрения микроскопа.

Но когда мы говорим о клетках как об элементарных организмах, или структурных единицах, или "конечных индивидуальностях", мы должны иметь в виду некоторое ограничение фразы. Я имею в виду, что клетки не являются, как это часто предполагается, самой низкой ступенью органической индивидуальности. Есть еще более элементарные организмы, к которым я должен иногда обращаться. Это то, что мы называем "цитодами" (*cytos* = *cell*), некие живые, независимые существа, состоящие только из частицы *плассона* - альбуминоидного вещества, которое еще не дифференцировано на кариоплазму и цитоплазму, но сочетает в себе свойства обоих. Эти замечательные существа, называемые *монерами*, особенно хромацея и бактерии, являются образцами этих простых цитодов. (Сравните главу XIX.) Чтобы быть точными, мы должны сказать: элементарный организм, или конечный индивидуум, находится на двух различных стадиях. Первая и низшая стадия - это цитод, который состоит всего лишь из частицы плазона, или довольно простой плазмы. Вторая, более высокая стадия - это клетка, которая уже разделена или дифференцирована на ядерную материю и клеточную материю. Мы объединяем оба вида - цитоды и клетки - под названием *пластиды* ("формообразующие частицы"), поскольку именно они являются настоящими строителями организма. Однако эти цитоды, как правило, не встречаются у высших животных и растений, здесь есть только настоящие клетки с ядром. Следовательно, у этих тканеобразующих организмов (как растительных, так и животных) органическая единица всегда состоит из двух химически и анатомически различных частей - внешнего клеточного тела и внутреннего ядра.

Для того чтобы убедиться в том, что клетка действительно является самостоятельным организмом, достаточно понаблюдать за развитием и жизненными явлениями одной из них. Тогда мы увидим, что она выполняет все основные функции жизни - как растительной, так и животной, - которые мы находим во всем организме. Каждое из этих крошечных существ растет и питается самостоятельно. Она берет пищу из окружающей жидкости; иногда даже голые клетки принимают твердые частицы в определенных местах своей поверхности, другими словами, "едят" их, не нуждаясь для этого в специальном рту и желудке (см. рис. 19).

Кроме того, каждая клетка способна к самовоспроизведению. Это размножение в большинстве случаев происходит в форме простого расщепления, иногда прямого, иногда непрямого; простое прямое (или "амитотическое") деление встречается реже, например, в клетках крови (рис. 10). В них ядро сначала делится на две равные части путем сдавливания. Гораздо чаще встречается не прямое (или "митотическое") расщепление, при котором кариоплазма ядра и цитоплазма тела клетки действуют друг на друга своеобразно, с частичным растворением (*кариолиз*), образованием узлов и петель (*митоз*) и движением разделенных полюсов плазмочастиц к двум взаимно отталкивающимся полюсам притяжения (*кариокinesis*, рис. 11).

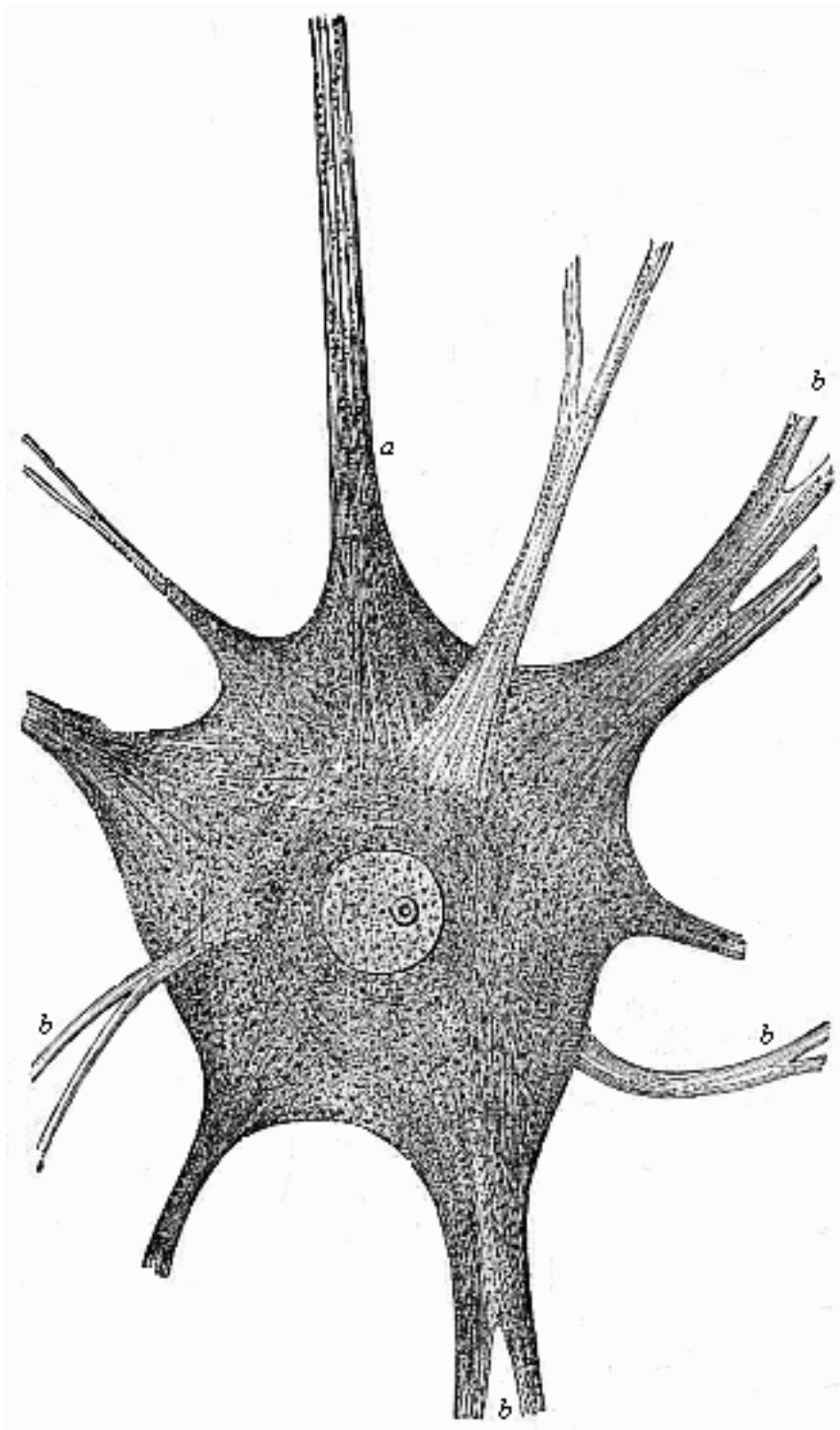


Рис. 9 - **Крупная ветвящаяся нервная клетка, или "душа-клетка"**, из мозга электрической рыбы (*Torpedo*). В центре клетки находится большое прозрачное круглое ядро, одна нуклеола, а внутри нее - нуклеолинус. Протоплазма клетки распадается на бесчисленное множество тонких нитей (или фибрилл), которые вплетены в межклеточное вещество и вытянуты в ветвящиеся отростки клетки (*b*). Одна ветвь (*a*) переходит в нервное волокно. (Из Макса Шульце.)

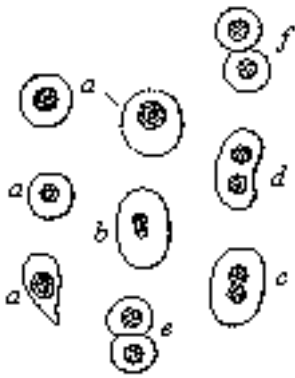


Рис. 10. Клетки крови, **размножающиеся путем прямого деления**, из крови эмбриона оленя. Первоначально каждая клетка крови имеет ядро и круглую форму (a). Когда она собирается размножаться, ядро делится на два (b, c, d). Затем протоплазматическое тело сжимается между двумя ядрами, и они удаляются друг от друга (e). Наконец, сужение завершается, и клетка разделяется на две дочерние клетки (f). (Из Фрея.)

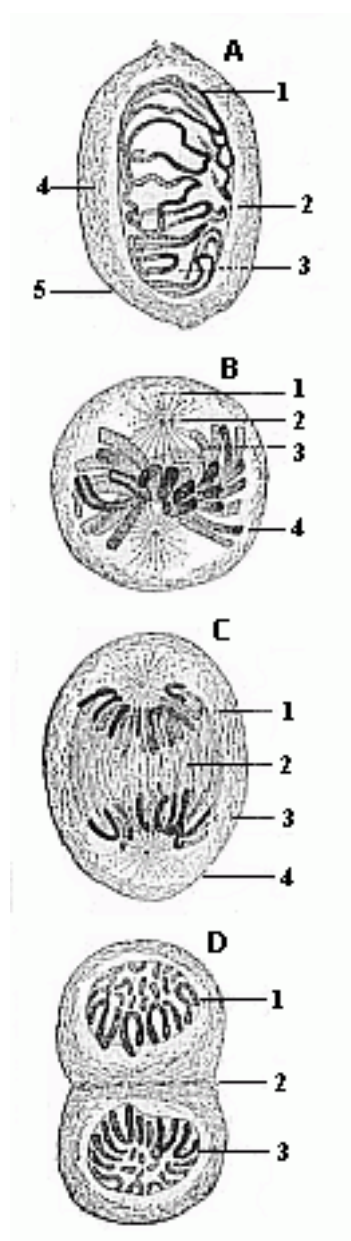
Сложные физиологические процессы, сопровождающие этот "митоз", в последние годы изучаются очень тщательно. Это исследование привело к выявлению определенных законов эволюции, которые имеют огромное значение в связи с наследственностью. Как правило, в этих изменениях важную роль играют две совершенно разные части ядра. Это *хроматин*, или цветное ядерное вещество, обладающее особым свойством глубоко окрашиваться некоторыми красителями (кармином, гематоксилином и др.), и *ахромин* (или *линин*, или *ахроматин*), бесцветное ядерное вещество, лишенное этого свойства. Последний обычно образует в делящейся клетке своего рода веретено, на полюсах которого находится очень маленькая частица, также бесцветная, называемая "центральным телом" (*центросомой*). Оно служит центром или фокусом в "сфере притяжения" для гранул протоплазмы в окружающей клетку теле и приобретает вид звезды (*cell-star*, или *monaster*). Два центральных тела, расположенные друг против друга на полюсах ядерного веретена, образуют "двойную звезду" (или *амфиастр*, рис. 11, В С). Хроматин часто образует длинную, неравномерно намотанную нить - "катушку" (*спирему*, рис. А). В начале расщепления она собирается на экваторе клетки, между звездными полюсами, и образует корону из U-образных петель (обычно четыре или восемь, или какое-то другое определенное число). Петли разделяются по длине на две половины (В), и они отходят друг от друга к полюсам веретена (С). Здесь каждая группа снова образует корону, которая вместе с соответствующей половиной разделившегося веретена образует новое ядро (D). Затем протоплазма клеточного тела начинает сжиматься в центре и собираться вокруг новых дочерних ядер, и наконец две дочерние клетки становятся самостоятельными существами.

Между этим общим митозом, или *непрямым* делением клетки, которое является нормальным процессом расщепления в большинстве клеток высших животных и растений, и простым *прямым* делением (рис. 10) мы находим все виды сегментации; в некоторых обстоятельствах даже один вид деления может быть преобразован в другой.

Пластиды также наделены функциями движения и чувствительности. Одиночная клетка может двигаться и ползать, когда у нее есть пространство для свободного движения и ей не мешает твердая оболочка; тогда она выдвигает на своей поверхности отростки, как пальцы, и быстро убирает их снова, изменяя таким образом свою форму (рис. 12). Наконец, молодая клетка чувствительна, или более или менее отзывчива на раздражители; она совершает определенные движения при нанесении химических и механических раздражений. Таким образом, мы можем приписать отдельной клетке все основные функции, которые мы

объединяем под общим названием "жизнь": ощущение, движение, питание и размножение. Все эти свойства многоклеточного и высокоразвитого животного присутствуют и в одиночной животной клетке, по крайней мере на ее молодых стадиях. В этом уже нет никаких сомнений, и поэтому мы можем рассматривать это как прочную и важную основу нашей физиологической концепции элементарного организма.

Не углубляясь в эти интереснейшие явления жизни клетки, мы перейдем к рассмотрению применения клеточной теории к яйцеклетке. Здесь сравнительные исследования дают важный результат: *каждая яйцеклетка вначале представляет собой простую клетку*. Я говорю, что это очень важно, потому что вся наша наука эмбриология теперь сводится к проблеме: "Как многоклеточный организм возникает из одноклеточного?" Каждый органический индивид сначала является простой клеткой, и как таковой - элементарным организмом, или единицей индивидуальности. Эта клетка путем сегментации порождает скопление клеток, а из них развивается многоклеточный организм, или особь более высокого ранга.



A. Материнская клетка
(Узел, спирема)

1. **Ядерные нити** (хромосомы) (окрашенное ядерное вещество, хроматин)
2. Ядерная мембрана
3. Ядерный сок
4. Цитосома
5. Протоплазма клеточного тела

В. Материнская звезда, петли начинают расходиться в продольном направлении (ядерная мембрана отсутствует)

1. Звездообразный вид в цитоплазме
2. Центросома (сфера притяжения)
3. Ядерное веретено (ахромин, бесцветное вещество)
4. Ядерные петли (хроматин, цветное вещество)

С. Две дочерние звезды,

образуются в результате разрыва петель материнской звезды (удаляются)

1. Верхняя дочерняя корона
2. Соединительные нити двух венцов (ахромин)
3. Нижняя дочерняя корона
4. Двойная звезда (амфиастр)

Д. Две дочерние клетки,

образующиеся в результате полного деления двух ядерных половинок (цитосомы по-прежнему соединены по экватору) (Двойной узел, Dispirema)

1. Верхнее дочернее ядро
2. Экваториальное сужение клеточного тела
3. Нижнее дочернее ядро.

Рис. 11. Непрямое **или митотическое деление клетки** (с кариолизисом и кариокинезом) из кожи личинки саламандры. (Из Рабле).

При ближайшем рассмотрении первоначальных особенностей яйцеклетки мы замечаем тот чрезвычайно важный факт, что на первой стадии яйцеклетка представляет собой такую же простую и неопределенную структуру, как у человека и всех животных (рис. 13). Мы не можем обнаружить никаких существенных различий между ними, ни во внешней форме, ни во внутреннем строении. Позже, хотя яйцеклетки остаются одноклеточными, они отличаются по размеру и форме, заключают в себе различные виды желточных частиц, имеют разные оболочки и т. д. Но когда мы исследуем их в момент рождения, в яичнике самки животного, то обнаруживаем, что на первых этапах своей жизни они всегда имеют одинаковую форму. Вначале каждая яйцеклетка представляет собой очень простую, округлую, голую, подвижную клетку без мембраны; она состоит лишь из частицы цитоплазмы, заключенной в ядро (рис. 13). Этим частям яйцеклетки даны специальные названия: клеточное тело называется *желтком (vitellus)*, а клеточное ядро - *зародышевым пузырьком*. Как правило, ядро яйцеклетки мягкое и похоже на маленький прыщик или пузырек. Внутри него, как и во многих других клетках, есть ядерный скелет или каркас и третье, твердое ядерное тело (*нуклеолус*). В яйцеклетке это называется *зародышевым пятном*. Наконец, во многих

яйцеклетках (но не во всех) мы находим еще одну точку внутри зародышевого пятна, "нуклеолин", которая носит название зародышевой точки. Последние части (зародышевое пятно и зародышевая точка) имеют, по-видимому, незначительное значение по сравнению с двумя другими (желток и зародышевый пузырек). В желтке следует различать активный *формирующий желток* (или протоплазму = первую плазму) и пассивный *питательный желток* (или дейтоплазму = вторую плазму).



Рис. 12. Подвижные **клетки из воспаленного глаза лягушки** (из водянистой жидкости глаза, *humor aqueus*). Голые клетки свободно передвигаются, выпячивая (подобно амебам или ризоподам) тонкие отростки из непокрытого протоплазматического тела. Эти тела постоянно меняются по числу, форме и размеру. Ядро этих амебовидных лимфоидных клеток ("странствующих клеток", или планоцитов) невидимо, так как скрыто множеством мелких гранул, рассеянных в протоплазме. (Из Фрея.)

У многих низших животных (таких как губки, полипы и медузы) голые яйцеклетки сохраняют свой первоначальный простой вид до оплодотворения. Но у большинства животных они сразу же начинают меняться; изменения заключаются отчасти в образовании связей с желтком, которые служат для питания яйцеклетки, а отчасти - внешних мембран для ее защиты (оволемма, или прохорион). Подобная мембрана образуется у всех млекопитающих в ходе эмбрионального процесса. Маленькая глобула окружена толстой капсулой прозрачной, как стекло, *zona pellucida*, или *ovolemma pellucidum* (рис. 14). При внимательном рассмотрении под микроскопом мы видим в ней тончайшие радиальные полосы, пронизывающие зону, которые на самом деле являются очень узкими каналами. Человеческую яйцеклетку, независимо от того, оплодотворена она или нет, невозможно отличить от яйцеклеток большинства других млекопитающих. Она почти везде одинакова по форме, размеру и составу. Когда она полностью сформирована, ее диаметр составляет (в среднем) около 1/120 дюйма. Когда яйцеклетка млекопитающего аккуратно выделена и поднесена к свету на стеклянной пластинке, ее можно увидеть как тонкую точку даже невооруженным глазом. Яйцеклетки большинства высших млекопитающих имеют примерно одинаковый размер. Диаметр яйцеклетки почти всегда находится в пределах от 1/250 до 1/125 дюйма. У нее всегда одинаковая шаровидная форма, одинаковая характерная мембрана, одинаковый прозрачный зародышевый пузырек с темным зародышевым пятном. Даже если мы используем самый мощный микроскоп с его максимальной силой, мы не можем обнаружить никаких существенных различий между яйцеклетками человека, обезьяны, собаки и так далее. Я не хочу сказать, что между яйцеклетками этих разных млекопитающих нет никаких различий. Напротив, мы обязаны предположить, что они есть, по крайней мере, в отношении химического состава. Даже яйцеклетки разных мужчин

должны отличаться друг от друга, иначе мы не смогли бы получить из каждой яйцеклетки отдельную особь. Правда, наш грубый и несовершенный аппарат не может обнаружить эти тонкие индивидуальные различия, которые, вероятно, заключаются в молекулярной структуре. Однако столь поразительное сходство их яйцеклеток по форме, настолько большое, что кажется полным сходством, является веским доказательством общего происхождения человека и других млекопитающих. Из общей зародышевой формы мы делаем вывод об общей стволовой форме. С другой стороны, есть поразительные особенности, по которым мы можем легко отличить оплодотворенную яйцеклетку млекопитающего от оплодотворенной яйцеклетки птиц, амфибий, рыб и других позвоночных (см. в конце гл. XXIX).

Оплодотворенная яйцеклетка птицы (рис. 15) заметно отличается. Правда, на самой ранней стадии (рис. 13 E) эта яйцеклетка тоже очень похожа на яйцеклетку млекопитающего (рис. 13 F). Но затем, еще находясь в яйцевом, она набирает количество питательных веществ и превращается в знакомый нам большой желток. Когда мы исследуем очень молодую яйцеклетку в яйцевом курицы, мы обнаружим, что она представляет собой простую, маленькую, голую, амёбовидную клетку, как и молодые яйцеклетки других животных (рис. 13). Но затем она вырастает до размеров, знакомых нам по круглому желтку яйца. Таким образом, ядро яйцеклетки, или зародышевый пузырек, прижимается к поверхности шаровидной яйцеклетки и оказывается заключенным в небольшом количестве прозрачного вещества, так называемого белого желтка. Это образует круглое белое пятно, которое известно как "протектор" (*cicatricula*) (рис. 15 b). От протектора тонкий столбик белого желтка проникает через желток в центр шаровидной клетки, где разбухает в маленькую центральную глобулу (ошибочно называемую желточной полостью, или *латеброй*, рис. 15 d'). Желтое желточное вещество, окружающее этот белый желток, имеет в яйце (когда оно сварено вкрутую) вид концентрических слоев (c). Желток также заключен в нежную бесструктурную мембрану (*membrana vitellina*, a).

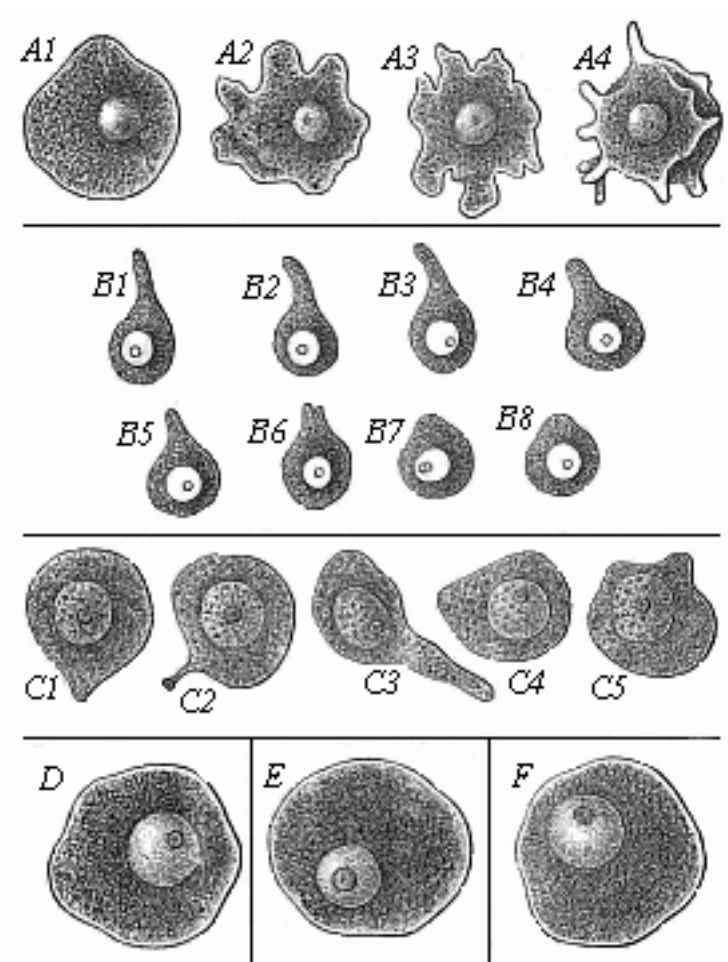


Рис. 13. Яйца **различных животных, совершающие амебоидные движения**, увеличенные. Все яйцеклетки представляют собой голые клетки различной формы. В темной мелкозернистой протоплазме (желтке) находится большое везикулярное ядро (зародышевый пузырек), а в нем - ядерное тело (зародышевое пятно), в котором опять-таки часто видна зародышевая точка. На рис. A1-A4 представлена яйцеклетка губки (*Leuculmis echinus*) в четырех последовательных движениях. B1-B8 - яйцеклетка паразитического краба (*Chondracanthus cornutus*) в восьми последовательных движениях. (Из Эдварда фон Бенедена). C1-C5 - яйцеклетка кошки в различных стадиях движения (из Пфлюгера); рис. D - яйцеклетка форели; E - яйцеклетка курицы; F - яйцеклетка человека.

Поскольку крупная желтая яйцеклетка птицы достигает у крупных птиц диаметра в несколько дюймов и заключает в себе круглые желточные частицы, раньше ее неохотно рассматривали как простую клетку. Это было ошибкой. Каждое животное, имеющее только одно клеточное ядро, - амеба, грегарина, инфузория - одноклеточное и остается одноклеточным, каким бы разнообразием материи оно ни питалось. Так и яйцеклетка остается простой клеткой, сколько бы желтка ни накопилось в ее протоплазме. Совсем иначе, конечно, обстоит дело с птичьим яйцом, когда оно оплодотворено. Тогда яйцеклетка состоит из стольких клеток, сколько ядер содержится в протекторе. Таким образом, в оплодотворенном яйце, которое мы ежедневно едим, желток уже является многоклеточным организмом. Его протектор состоит из нескольких клеток, и теперь его принято называть *зародышевым диском*. Мы вернемся к этому *дискогастралу* в гл. IX.

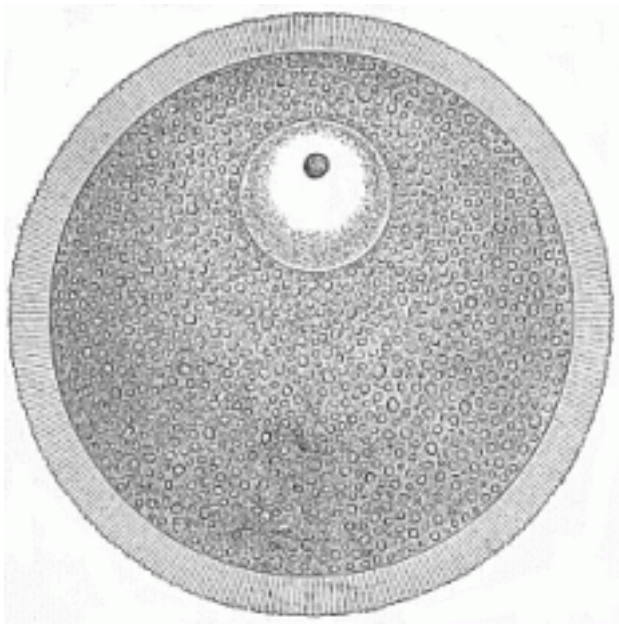


Рис. 14. **Яйцеклетка человека**, взятая из женского яичника, в увеличенном виде. Вся яйцеклетка представляет собой простую круглую клетку. Основную часть шаровидной массы составляет ядерный желток (*дейтоплазма*), который равномерно распределен в активной протоплазме и состоит из множества мелких желтковых гранул. В верхней части желтка находится прозрачный круглый зародышевый пузырек, который соответствует *ядру*. Она окружает более темную гранулу - зародышевое пятно, в котором видна *нуклеола*. Глобулярный желток окружен толстой прозрачной зародышевой мембраной (*ovolemma*, или *zona pellucida*). Она пересечена множеством тонких, как волоски, линий, направленных радиально к центру яйцеклетки. Они называются поровыми каналами; именно через них подвижные сперматозоиды проникают в желток при оплодотворении.

Когда зрелая яйцеклетка птицы покидает яичник и оплодотворяется в яйцевом, она покрывается различными оболочками, которые выделяются из стенки яйцевода. Сначала вокруг желтка откладывается большой прозрачный альбуминозный слой, затем - твердая наружная оболочка с тонкой внутренней кожей. Все эти постепенно образующиеся оболочки и процессы не имеют никакого значения для формирования зародыша; они служат лишь для защиты первоначальной простой яйцеклетки. У других животных, например у рыб типа акулы, мы иногда встречаем необычайно крупные яйца с прочной оболочкой. Здесь яйцеклетка также изначально имеет тот же характер, что и у млекопитающих; это совершенно простая и голая клетка. Но, как и в случае с птицей, внутри яйцеклетки накапливается значительное количество питательного желтка, который служит пищей для развивающегося зародыша, а вокруг яйца образуются различные оболочки. Яйцеклетка многих других животных имеет те же внутренние и внешние особенности. Однако они имеют только физиологическое, а не морфологическое значение; они не оказывают прямого влияния на формирование зародыша. Частично они потребляются эмбрионом в качестве пищи, а частично служат защитной оболочкой. Поэтому мы можем вообще не рассматривать их здесь и ограничиться материальными моментами - *существенной идентичностью исходной яйцеклетки у человека и остальных животных* (рис. 13).

Теперь давайте впервые воспользуемся нашим биогенетическим законом и непосредственно применим этот фундаментальный закон эволюции к человеческой яйцеклетке. Мы приходим к очень простому, но очень важному выводу. *Из того факта, что человеческая яйцеклетка и яйцеклетки всех других животных состоят из одной клетки, согласно биогенетическому закону немедленно следует, что все животные, включая*

человека, произошли от одноклеточного организма. Если наш биогенетический закон верен, если эмбриональное развитие представляет собой краткое или сжатое повторение истории развития ствола, а в этом нет никаких сомнений, то из того факта, что все яйцеклетки сначала состоят из простых клеток, мы должны заключить, что все многоклеточные организмы первоначально произошли от одноклеточных. А поскольку первоначальная яйцеклетка у человека и всех остальных животных имеет такой же простой и неопределенный вид, мы можем с определенной долей вероятности предположить, что именно эта одноклеточная стволовая форма была общим предком всего животного мира, включая человека. Однако эта последняя гипотеза не кажется мне столь же неизбежной и абсолютно определенной, как наш первый вывод.

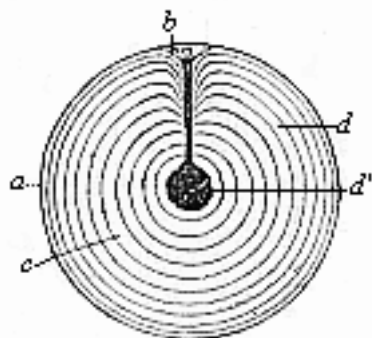


Рис. 15. **Оплодотворенная яйцеклетка из яйцевода курицы.** Желток (c) состоит из нескольких concentрических слоев (d) и заключен в тонкую желточную мембрану (a). Ядро или зародышевый пузырек виден сверху в cicatricе или "протекторе" (b). Из этой точки белая желчь проникает в центральную желточную полость (d'). Эти два вида желтка мало чем отличаются друг от друга.

Этот вывод от одноклеточной эмбриональной формы к одноклеточному предку настолько прост, но настолько важен, что мы не можем достаточно подчеркнуть его. Поэтому мы должны обратиться к вопросу о том, существуют ли сегодня одноклеточные организмы, по особенностям которых мы можем сделать приблизительный вывод об одноклеточных предках многоклеточных организмов. Ответ таков: Несомненно, они есть. Несомненно, до сих пор существуют одноклеточные организмы, которые по своей природе являются не более чем постоянными яйцеклетками. Существуют самостоятельные одноклеточные организмы простейшего характера, которые не развиваются дальше, а воспроизводят себя как таковые, без какого-либо дальнейшего роста. На сегодняшний день мы знаем огромное количество таких маленьких существ, например, gregarinæ, flagellata, acineta, infusoria и т.д. Однако есть один из них, который представляет для нас особый интерес, потому что он сразу же напрашивается сам собой, когда мы поднимаем наш вопрос, и его следует рассматривать как одноклеточное существо, которое ближе всего подходит к настоящей предковой форме. Этот организм - *Amœba*.

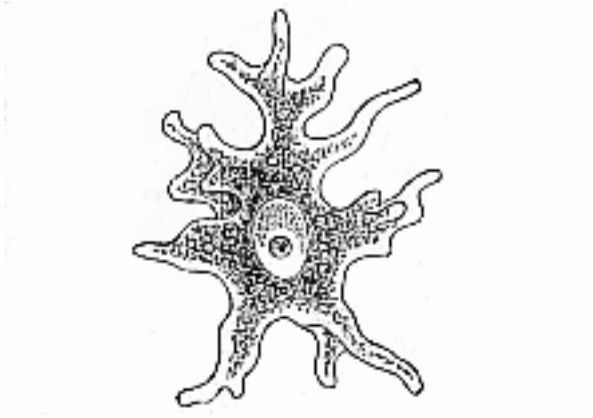


Рис. 16 - **Ползучая амеба** (большое увеличение). Весь организм представляет собой простую голую клетку и передвигается с помощью меняющихся рук, которые он выдвигает и втягивает в свое протоплазматическое тело. Внутри нее находится округлое ядро с нуклеолой.

Уже давно под общим названием *амебы* мы объединяем ряд микроскопических одноклеточных организмов, которые очень широко распространены, особенно в пресной воде, но также и в океане; в последнее время они были обнаружены во влажной почве. Существуют также паразитические амёбы, которые живут внутри других животных. Когда мы помещаем одну из таких амёб в каплю воды под микроскоп и рассматриваем ее с большой силой, она обычно выглядит как круглая частица очень неправильной и изменчивой формы (рис. 16 и 17). В ее мягком, слизистом, полужидком веществе, состоящем из протоплазмы, мы видим только твердую шаровидную частицу, которую она содержит, - ядро. Это одноклеточное тело непрерывно движется, ползая во всех направлениях по стеклу, на котором мы его рассматриваем. Движение происходит за счет того, что бесформенное тело выпячивает пальцеобразные отростки на различных участках своей поверхности; они медленно, но постоянно меняются и увлекают за собой остальные части тела. Через некоторое время, возможно, действие меняется. Амеба вдруг замирает, убирает свои выступы и принимает шаровидную форму. Через некоторое время, однако, круглое тело снова начинает расширяться, вытягивает руки в другом направлении и снова движется вперед. Эти изменчивые отростки называют "ложноножками", или псевдоподиями, поскольку физиологически они действуют как ноги, но не являются специальными органами в анатомическом смысле. Они исчезают так же быстро, как и появляются, и являются не более чем временными проекциями полужидкого и бесструктурного тела.

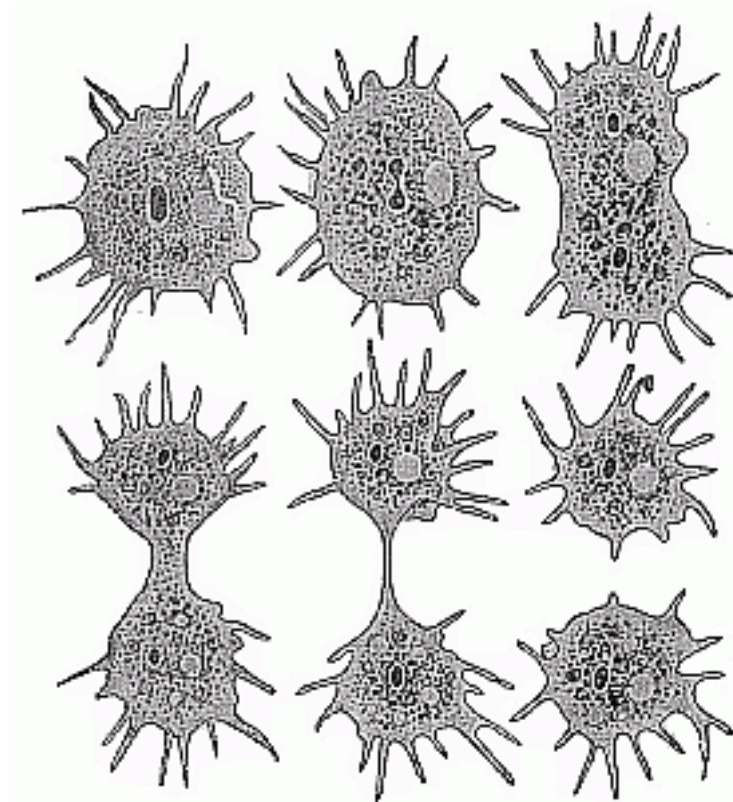


Рис. 17. Деление **одноклеточной амёбы** (*Amoeba polypodia*) на шесть стадий. (По Ф. Э. Шульце.) Темное пятно - ядро, светлое - сократительная вакуоль в протоплазме. Последняя реформируется в одной из дочерних клеток).

Если прикоснуться к одной из этих ползучих амёбæ иглой или капнуть в воду каплю кислоты, то все тело сразу же сокращается под действием этого механического или физического раздражителя. Как правило, после этого тело вновь приобретает шаровидную форму. При определенных обстоятельствах - например, если примесь воды сохраняется некоторое время, - амёба начинает обрастать оболочкой. Она выделяет мембрану или капсулу, которая тут же затвердевает и приобретает вид круглой клетки с защитной мембраной. Амёба принимает пищу либо непосредственно, впитывая плавающие в воде вещества, либо вдавливая в свое протоплазматическое тело твердые частицы, с которыми соприкасается. Последний процесс можно наблюдать в любой момент, заставив ее есть. Если в воду положить мелко измельченный краситель, например кармин или индиго, то можно увидеть, как тело амёбы вдавливают в себя эти цветные частицы, а вещество клетки смыкается вокруг них. Амёба может принимать пищу таким образом в любой точке своей поверхности, не имея ни специальных органов для инвагинации и пищеварения, ни настоящего рта или кишечника.

Таким образом, принимая пищу и растворяя съеденные частицы в своей протоплазме, амёба растет. Когда она достигает определенного размера благодаря такому непрерывному питанию, она начинает размножаться. Это происходит с помощью простого процесса расщепления (рис. 17). Сначала ядро делится на две части. Затем протоплазма разделяется между двумя новыми ядрами, и вся клетка распадается на две дочерние клетки, причем протоплазма собирается вокруг каждого из ядер. Тонкий мостик протоплазмы, который сначала соединяет дочерние клетки, вскоре разрывается. Здесь мы имеем дело с простой формой прямого расщепления ядер. Без митоза или образования нитей однородное ядро делится на две половины. Они удаляются друг от друга и становятся центрами притяжения для обволакивающей материи - протоплазмы. Такое же прямое расщепление ядра

наблюдается и при размножении многих других протистов, в то время как у других одноклеточных организмов наблюдается не прямое деление клетки.

Таким образом, хотя амёба - это всего лишь простая клетка, она, очевидно, способна выполнять все функции многоклеточного организма. Она движется, чувствует, питается и размножается. Некоторые виды амёб можно увидеть невооруженным глазом, но большинство из них микроскопически малы. Именно по следующим причинам мы рассматриваем амёбы как одноклеточные организмы, которые имеют особые филогенетические (или эволюционные) отношения с яйцеклеткой. У многих низших животных яйцеклетка сохраняет свою первоначальную голую форму до оплодотворения, не развивает мембраны и затем часто неотличима от обычной амёбы. Как и амёбы, эти голые яйцеклетки могут отторгать отростки и передвигаться в виде подвижных клеток. У губок эти подвижные яйцеклетки свободно перемещаются в материнском теле, как самостоятельные амёбы (рис. 17). Они были замечены предыдущими учеными, но описаны как инородные тела - паразитические амёбæ, паразитически живущие на теле губки. Позже, однако, выяснилось, что это не паразиты, а яйцеклетки губки. Это удивительное явление мы находим и у других животных, например, у изящных колоколообразных зоофитов, которых мы называем полипами и медузами. Их яйцеклетки остаются голыми клетками, которые выпячивают амёбовидные выступы, питаются и передвигаются. После оплодотворения из них путем многократной сегментации формируется многоклеточный организм.

Поэтому рассматривать амёбу как особый одноклеточный организм, который служит нам приблизительной иллюстрацией древнего общего одноклеточного предка всех метазоа, или многоклеточных животных, - это не дерзкая гипотеза, а вполне обоснованный вывод. Простая голая амёба имеет менее определенный и более оригинальный характер, чем любая другая клетка. Более того, недавние исследования обнаружили такие клетки, похожие на амёбы, повсюду в зрелом теле многоклеточных животных. Например, они встречаются в крови человека, бок о бок с красными тельцами, в виде бесцветных кровяных телец; то же самое происходит со всеми позвоночными. Они также встречаются у многих беспозвоночных - например, в крови улитки. В 1859 году я показал, что эти бесцветные клетки крови могут, подобно самостоятельным амёбæ, захватывать твердые частицы, или "питаться" (отсюда их называют *фагоцитами* = "питающимися клетками", рис. 19). Недавно было обнаружено, что множество различных клеток, если у них достаточно места, могут совершать одни и те же движения, ползая по организму и питаясь. Они ведут себя подобно амёбæ (рис. 12). Также было показано, что эти "путешествующие клетки", или *планоциты*, играют важную роль в физиологии и патологии человека (как средство передвижения пищи, инфекционных веществ, бактерий и т.д.).

Способность голой клетки совершать эти характерные амёбоподобные движения обусловлена сократимостью (или автоматической подвижностью) ее протоплазмы. Это, по-видимому, универсальное свойство молодых клеток. Когда они не закрыты прочной мембраной или заключены в "клеточную тюрьму", они всегда могут совершать эти амёбовидные движения. Это относится как к голой яйцеклетке, так и к любым другим голым клеткам, "путешествующим клеткам", различным видам соединительной ткани, лимфоидным клеткам, клеткам слизи и т. д.



Рис. 18 - Яйцеклетка **губки** (*Olynthus*). Яйцеклетка ползает в теле губки, выпячивая постоянно меняющиеся отростки. Она неотличима от обычной амёбы).

Теперь, изучив яйцеклетку и сравнив ее с амёбой, мы заложили совершенно прочную и ценнейшую основу как для эмбриологии, так и для эволюции человека. Мы узнали, что человеческая яйцеклетка - это простая клетка, что она ничем не отличается от яйцеклеток других млекопитающих и что из нее можно сделать вывод о существовании примитивной одноклеточной предковой формы, имеющей существенное сходство с амёбой.

Утверждение, что самые ранние прародители человеческой расы были простыми клетками такого рода и вели самостоятельную одноклеточную жизнь, как амёба, не только высмеивалось как мечта натурфилософа, но и яростно порицалось в теологических журналах как "постыдное и безнравственное". Но, как я заметил в своем эссе "*О происхождении и родословной человеческой расы*" в 1870 году, это оскорбленное благочестие должно в равной степени протестовать против того "постыдного и безнравственного" факта, что каждый человеческий индивидуум развивается из простой яйцеклетки, и что эта человеческая яйцеклетка неотличима от яйцеклеток других млекопитающих, а на своей ранней стадии похожа на голую амёбу. Мы можем в любой день показать это с помощью микроскопа, и нет смысла закрывать глаза на "аморальные" факты такого рода. Он столь же неоспорим, как и важные выводы, которые мы из него делаем, и как позвоночный характер человека (см. гл. XI).

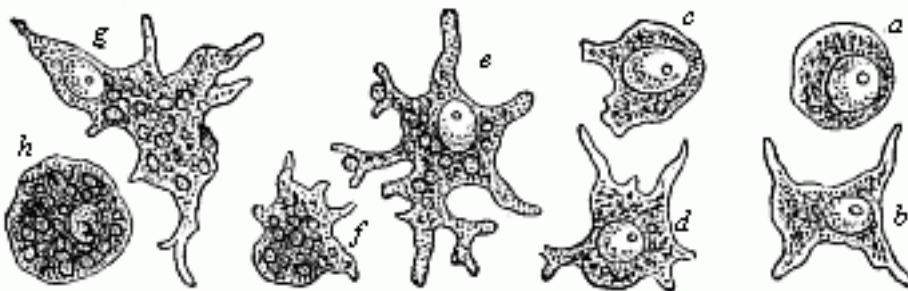


Рис. 19. **Питающие** клетки крови, или **фагоциты**, **голой морской улитки** (*Thetis*), сильно увеличены. Я первым заметил в кровяных клетках этой улитки тот важный факт, что "кровяные клетки беспозвоночных представляют собой незащищенные кусочки плазмы и вбирают пищу с помощью своих особых движений, как *amœbæ*". Я ввел (в Неаполе, 10 мая 1859 года) в кровеносные сосуды одной из этих улиток настой воды и измельченного индиго и был очень удивлен, обнаружив, что через несколько часов кровяные тельца сами более или менее заполнились частицами индиго. После повторных инъекций мне удалось "наблюдать само вхождение цветных частиц в кровяные тельца, которое происходило точно так же, как и в случае с амёбой". Более подробные сведения об этом я привел в своей *монографии о радиоляриях*.

Теперь мы ясно видим, какое огромное значение имела клеточная теория для всего нашего представления об органической природе. "Место человека в природе" благодаря ей решено без всяких сомнений. Без клеточной теории человек остается для нас неразрешимой загадкой. Поэтому философы, и особенно физиологи, должны быть хорошо знакомы с ней. Душа человека может быть по-настоящему понята только в свете клеточной души, и мы имеем ее простейшую форму в амёба. Только те, кто знаком с простыми психическими функциями одноклеточных организмов и их постепенной эволюцией в ряду низших животных, могут понять, как из них постепенно развился сложный разум высших позвоночных, и особенно человека. Академические психологи, не имеющие такого зоологического оборудования, не в состоянии сделать это.

Эта натуралистическая и реалистическая концепция является камнем преткновения для наших современных идеалистов-метафизиков и их коллег-теологов. Огражденные своими трансцендентальными и дуалистическими предрассудками, они атакуют не только монистическую систему, которую мы устанавливаем на основе нашего научного знания, но даже самые простые факты, которые лежат в ее основе. Поучительный пример этого можно было наблюдать несколько лет назад в академической речи, произнесенной выдающимся теологом Виллибальдом Бейшлагом в Галле 12 января 1900 года по случаю столетнего юбилея. Богослов яростно протестовал против "материалистических пыточников научного мира, которые предлагают нашим людям диплом о происхождении от обезьяны и доказывают им, что гений Шекспира или Гете - это всего лишь дистилляция из капли первобытной слизи". Другой известный теолог протестовал против "ужасной идеи, что величайшие из людей, Лютер и Христос, произошли от простого сгустка протоплазмы". Тем не менее ни один информированный и беспристрастный ученый не сомневается в том, что эти величайшие люди, как и все остальные люди и все остальные позвоночные, были развиты из оплодотворенной яйцеклетки и что эта простая зародышевая глобула протоплазмы имеет одинаковый химический состав у всех млекопитающих.

Глава VII. КОНЦЕПЦИЯ

Признание того факта, что каждый человек начинает свое индивидуальное существование как простая клетка, является прочным фундаментом всех исследований генезиса человека. Из этого факта мы вынуждены, в силу нашего биогенетического закона, сделать весомый филогенетический вывод, что самые ранние предки человеческой расы также были одноклеточными организмами; и среди этих простейших мы можем выделить неясную форму амёбы как особенно важную (ср. главу VI). То, что эти одноклеточные предковые формы когда-то существовали, прямо следует из явлений, которые мы ежедневно наблюдаем в оплодотворенной яйцеклетке. Развитие многоклеточного организма из яйцеклетки, образование зародышевых слоев и тканей происходит по тем же законам, что и у человека и всех высших животных. Поэтому нашей следующей задачей будет более подробно рассмотреть оплодотворенную яйцеклетку и процесс зачатия, в результате которого она образуется.

Процесс оплодотворения или полового зачатия - одно из тех явлений, которые люди любят скрывать за мистической завесой сверхъестественных сил. Однако вскоре мы увидим, что это чисто механический процесс, который можно свести к привычным физиологическим функциям. Более того, процесс зачатия у человека, как и у всех других млекопитающих, происходит по одному и тому же типу и с помощью одних и тех же органов. Спаривание

самца и самки в обоих случаях имеет своей главной целью внедрение зрелого вещества мужского семени или сперматозоида в женский организм, в половых каналах которого он сталкивается с яйцеклеткой. В результате их слияния происходит зачатие.

Прежде всего, следует отметить, что этот важный процесс отнюдь не так широко распространен в животном и растительном мире, как принято считать. Существует очень большое количество низших организмов, которые размножаются бесполым путем или моногамией; это, прежде всего, бесполое монеры (хромацея, бактерии и т.д.), а также многие другие протисты, такие как амёбы, фораминиферы, радиолярии, миксомицеты и т.д. У них размножение особей происходит бесполым путем, в форме расщепления, почкования или спорообразования. Копуляция двух сливающихся клеток, которая в этих случаях часто предшествует размножению, не может рассматриваться как половой акт, если только две копулирующие плазмиды не отличаются по размеру или структуре. С другой стороны, половое размножение является общим правилом для всех высших организмов, как животных, так и растений; очень редко мы встречаем среди них бесполое размножение. В частности, среди позвоночных нет случаев партеногенеза (непорочного зачатия).

Половое размножение предлагает бесконечное разнообразие интересных форм в различных классах животных и растений, особенно в том, что касается способа зачатия и доставки сперматозоида к яйцеклетке. Эти особенности имеют огромное значение не только для самого зачатия, но и для развития органической формы, и особенно для дифференциации полов. В этом отношении особенно любопытна корреляция растений и животных. Великолепные исследования Чарльза Дарвина и Германа Мюллера об оплодотворении цветков насекомыми дали нам очень интересные сведения об этом. ^[14]Эта взаимная услуга привела к возникновению сложнейшего полового аппарата. Не менее сложные структуры развились у человека и высших животных, служащие отчасти для изоляции половых продуктов с каждой стороны, отчасти для их объединения в зачатии. Но как бы ни были интересны эти явления сами по себе, мы не можем рассматривать их здесь, поскольку они имеют лишь незначительное значение - если вообще имеют значение в реальном процессе зачатия. Мы должны, однако, попытаться получить очень ясное представление об этом процессе и о значении полового размножения.

[14] См. работу Дарвина *"О различных приспособлениях, с помощью которых оплодотворяются орхидеи"* (1862).

В каждом акте зачатия мы, как я уже говорил, должны рассматривать два различных вида клеток - женскую и мужскую. Женская клетка животного организма всегда называется яйцеклеткой (или овулумом, яйцом или яйцеводом); мужские клетки известны как сперматозоиды, или семенные клетки, или сперматозоиды (также спермий и зооспермий). Созревшая яйцеклетка в целом является одной из самых крупных клеток, которые мы знаем. Она достигает колоссальных размеров, когда поглощает большое количество питательного желтка, как это происходит у птиц, рептилий и многих рыб. У подавляющего большинства животных созревшая яйцеклетка богата желтком и намного крупнее других клеток. С другой стороны, следующая клетка, которую мы должны рассмотреть в процессе зачатия, - мужской сперматозоид, или сперматозоид, - является одной из самых маленьких клеток в животном организме. Зачатие обычно заключается в контакте с яйцеклеткой слизистой жидкости, выделяемой самцом, и это может происходить как внутри, так и вне женского тела. Эта жидкость называется спермой, или мужским семенем. Сперматозоид, как и слюна или кровь, - это не простая жидкость, а плотное скопление бесчисленных клеток, плавающих в сравнительно небольшом количестве жидкости. Не жидкость, а самостоятельные мужские клетки, плавающие в ней, являются причиной зачатия.

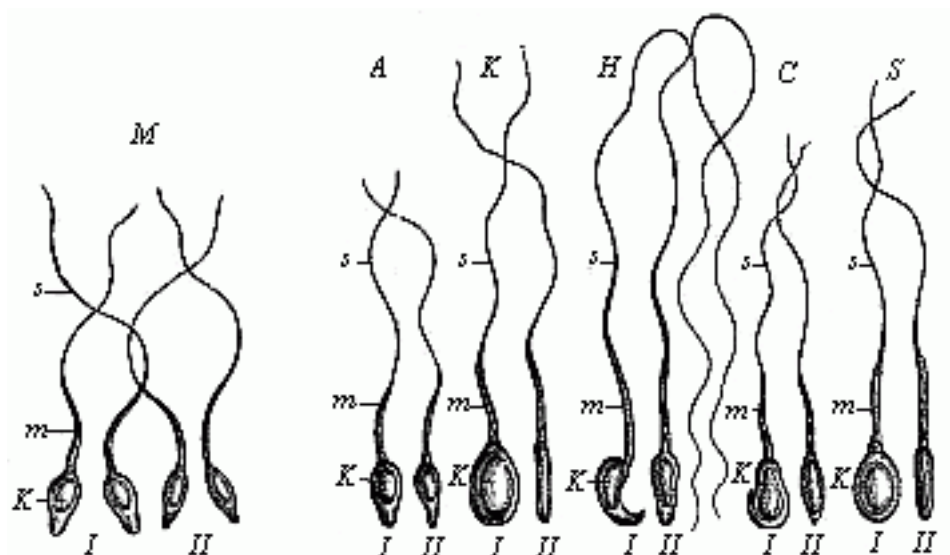


Рис. 20-Спермии или сперматозоиды различных млекопитающих. Грушевидное сплющенное ядро видно спереди на I и сбоку на II. *k* - ядро, *m* - его средняя часть (протоплазма), *s* - подвижный, змееподобный хвост (или хлыст); *М* - четыре сперматозоида человека, *А* - четыре сперматозоида обезьяны; *К* - кролика; *Н* - мыши; *С* - собаки; *С* - свиньи.

Сперматозоиды подавляющего большинства животных имеют две характерные особенности. Во-первых, они необычайно малы - обычно это самые маленькие клетки в организме; во-вторых, они, как правило, обладают необычайно живым движением, которое известно как сперматозойное движение. Форма клетки имеет большое значение для этого движения. У большинства животных, а также у многих низших растений (но не у высших) каждый сперматозоид имеет очень маленькое голое тело клетки, заключающее в себе вытянутое ядро и свисающую с него длинную нить (рис. 20). Мы долго не могли понять, что эти структуры являются простыми клетками. Раньше их считали особыми организмами и называли "семенными животными" (*spermato-zoa*, или *spermato-zoidia*); теперь они научно известны как *spermia* или *spermidia*, или как *spermatosomata* (семенные тела), или *spermatofila* (семенные нити). Потребовалось немало сравнительных исследований, чтобы убедить нас в том, что каждый из этих сперматозоидов на самом деле представляет собой простую клетку. Они имеют ту же форму, что и у многих других позвоночных и большинства беспозвоночных. Однако у многих низших животных они имеют совсем другую форму. Так, например, у ползучих рыб они представляют собой крупные круглые клетки, лишённые движения, снабженные жесткими выростами, похожими на щетинки (рис. 21 *f*). Своеобразную форму они имеют и у некоторых червей, например у нитевидных червей (*филярий*); в этом случае они иногда амёбоидные и похожи на очень маленькие яйцеклетки (рис. 21 *с - е*). Но у большинства низших животных (например, у губок и полипов) они имеют такую же шишковидную форму, как у человека и других животных (рис. 21 *а, з*).

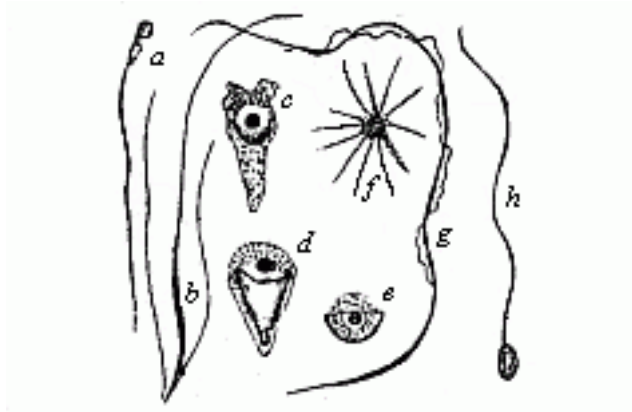


Рис. 21-Сперматозоиды **или спермидии различных животных**. (По Лангу). *a* - рыба, *b* - червь турбеллярия (с двумя боковыми ресничками), *c* - *e* - червь нематода (амебоидные сперматозоиды), *f* - рыба-ползун (звездообразные), *g* - саламандра (с волнистой мембраной), *h* - аннелида (*a* и *h* - обычная форма).

Когда в 1677 году голландский натуралист Левенгук обнаружил в мужской сперме эти нитевидные живые частицы, было принято считать, что это особые, самостоятельные, крошечные анималькулы, подобные инфузориям, и что в каждом сперматозоиде уже существует целый зрелый организм со всеми его частями, но очень маленький и упакованный вместе (см. с. 12). Теперь мы знаем, что подвижные сперматозоиды - это не что иное, как простые и настоящие клетки, которые мы называем "реснитчатыми" (снабженными *ресничками*). На предыдущих рисунках мы различали в сперматозоиде головку, туловище и хвост. Головка" (рис. 20 *k*) - это всего лишь овальное ядро клетки; тело или средняя часть (*m*) - это скопление клеточного вещества; а хвост (*s*) - нитевидное продолжение того же самого.

Более того, теперь мы знаем, что эти сперматозоиды вовсе не являются особой формой клеток; точно такие же клетки встречаются в различных других частях тела. Если они имеют множество выступающих коротких нитей, их называют *реснитчатыми*, если только один длинный, хлыстообразный отросток (или, реже, два или четыре) - *хвостатыми* клетками.

Очень тщательное недавнее изучение спермиев под очень высокой микроскопической силой (рис. 22 *a*, *b*) позволило обнаружить некоторые дополнительные детали в тонком строении реснитчатой клетки, которые являются общими для человека и антропоидной обезьяны. Головка (*k*) включает эллиптическое ядро в тонкую оболочку цитоплазмы; она немного уплощена с одной стороны, и поэтому спереди выглядит довольно грушевидной (*b*). В центральной части (*m*) можно различить короткую шейку и более длинную соединительную часть (с центральным телом). Хвост состоит из длинной основной части (*h*) и короткого, очень тонкого хвостика (*e*).

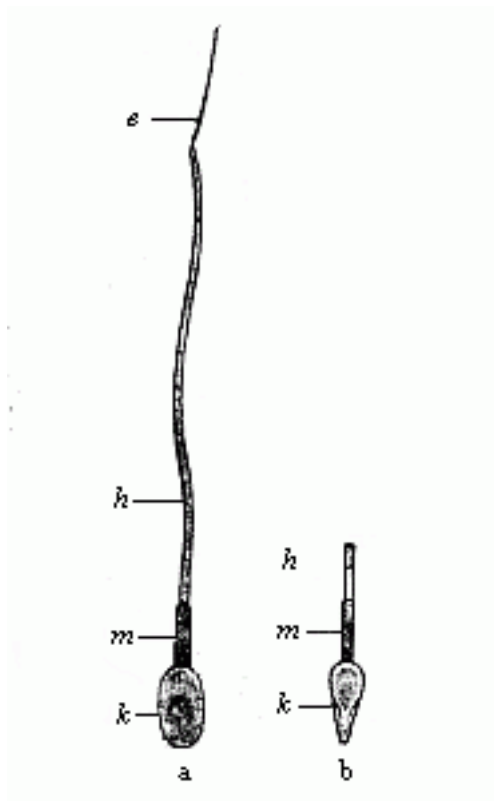


Рис. 22. Увеличение **одного человеческого сперматозоида**; а показан с более широкой, а б - с более узкой стороны. *k* - головка (с ядром), *m* - средняя ножка, *h* - длинная ножка, *e* - хвост. (Из Ретциуса.)

Процесс оплодотворения при половом зачатии состоит, таким образом, в основном в слиянии и объединении двух различных клеток. Живой сперматозоид движется к яйцеклетке своими змеевидными движениями и пробивает себе путь в женскую клетку (рис. 23). Ядра обеих половых клеток, притягиваемые определенным "сродством", приближаются друг к другу и сливаются в одно целое.

Оплодотворенная клетка - это совсем другое, чем неоплодотворенная. Ведь если мы должны рассматривать сперматозоиды как реальные клетки в той же степени, что и яйцеклетки, а процесс зачатия - как их слияние, мы должны рассматривать получившуюся клетку как совершенно новый и независимый организм. Она несет в себе клеточное и ядерное вещество проникающего сперматозоида часть тела отца, а в протоплазме и кариоплазме яйцеклетки - часть тела матери. Это ясно из того, что ребенок наследует многие черты от обоих родителей. От отца он наследует через сперматозоид, а от матери - через яйцеклетку. В результате фактического смешения этих двух клеток образуется третья клетка, которая и является зародышем ребенка, или новым зачатый организм. Об этой сексуальной коалесценции можно также сказать, что *стволовая клетка является простым гермафродитом*; она объединяет в себе обе половые субстанции.

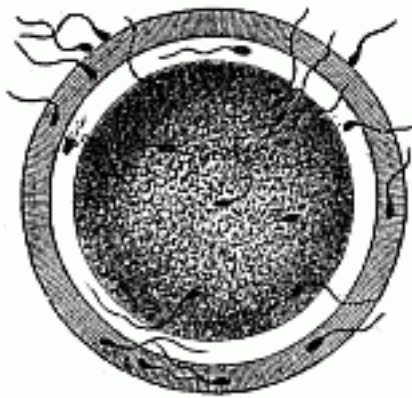


Рис. 23. **Оплодотворение яйцеклетки сперматозоидом** (млекопитающее). Один из многочисленных нитевидных, живых спермиев проникает через тонкую пору-канал в ядерный желток. Ядро яйцеклетки невидимо.

Я считаю необходимым подчеркнуть фундаментальную важность этой простой, но часто недооцениваемой особенности для того, чтобы иметь правильное и ясное представление о зачатии. С этой целью я дал особое название новой клетке, из которой развивается ребенок и которую обычно небрежно называют "оплодотворенной яйцеклеткой" или "первой сферой сегментации". Я называю ее "стволовой клеткой" (*cytula*). Название "стволовая клетка" кажется мне наиболее простым и подходящим, потому что все остальные клетки организма происходят от нее, и потому что она, в самом строгом смысле, является стволом-отцом и стволом-матерью всех бесчисленных поколений клеток, из которых будет состоять многоклеточный организм. То сложное молекулярное движение протоплазмы, которое мы называем "жизнью", в этой стволовой клетке, естественно, совершенно иное, чем в двух родительских клетках, из слияния которых она возникла. *Жизнь стволовой клетки или цитулы - это продукт или результат движения отцовской жизни, которое передается в сперматозоиде, и движения материнской жизни, которое вносится яйцеклеткой.*

Восхитительная работа, проделанная недавними исследователями, показала, что индивидуальное развитие человека и других животных начинается с образования простой "стволовой клетки" такого характера, которая затем путем повторяющейся сегментации (или расщепления) переходит в скопление клеток, известных как "сфера сегментации" или "клетки сегментации". Этот процесс наиболее четко прослеживается в яйцеклетках иглокожих (морских звезд, морских ежей и т.д.). Исследования Оскара и Ричарда Гертвига были направлены в основном на них. Основные результаты можно суммировать следующим образом.

Зачатию предшествуют определенные предварительные изменения, которые очень необходимы, более того, обычно обязательны для его наступления. Они объединены под общим заголовком "Изменения, предшествующие оплодотворению". При них первоначальное ядро яйцеклетки, зародышевый пузырек, утрачивается. Часть его вытесняется, а часть растворяется в содержимом клетки; остается лишь очень небольшая часть, которая служит основой для нового ядра - *пронуклеуса женского организма* (*pronucleus femininus*). Только оно объединяется в зачатии с вторгшимся ядром оплодотворяющего сперматозоида (*пронуклеус маскулинус*).

Оплодотворение яйцеклетки начинается с распада зародышевого пузырька, или первоначального ядра яйцеклетки (рис. 8). Мы видели, что в большинстве неполовозрелых яйцеклеток это большой, прозрачный, круглый пузырек. В этом зародышевом пузырьке

содержится вязкая жидкость (*кариолимфа*). Прочный ядерный каркас (*кариобазис*) состоит из оболочечной мембраны и сетки ядерных нитей, проходящих через всю внутреннюю часть, которая заполнена ядерным соком. В узле этой сети находится темное, жесткое, непрозрачное ядерное тельце, или нуклеол. При оплодотворении яйцеклетки большая часть зародышевого пузырька растворяется в клетке, ядерная мембрана и сеть исчезают, ядерный сок распределяется в протоплазме, небольшая часть ядерного основания выдавливается, другая небольшая часть остается и превращается во вторичное ядро, или женское пронуклеус (рис. 24 е к).

Небольшая часть ядерной основы, которая выдавливается из оплодотворенной яйцеклетки, известна как "директивные тела" или "полярные клетки"; по поводу их происхождения и значения ведется много споров, но мы пока еще плохо с ними знакомы. Как правило, это две небольшие круглые гранулы, по размеру и внешнему виду такие же, как и оставшееся пронуклеус. Это отделившиеся клеточные почки; их отделение от большой материнской клетки происходит таким же образом, как и при обычном "непрямом делении клетки". Следовательно, полярные клетки, вероятно, следует рассматривать как "абортивные яйцеклетки" или "рудиментарные яйцеклетки", которые происходят из простой исходной яйцеклетки путем расщепления так же, как несколько сперматозоидов происходят из одной "материнской клетки" при воспроизведении сперматозоидов. Мужские сперматозоиды в яичках должны претерпеть такие же изменения перед предстоящим оплодотворением, как и яйцеклетки в женском яичнике. В процессе созревания сперматозоидов каждая из исходных семенных клеток делится путем двойной сегментации на четыре дочерние клетки, каждая из которых снабжена четвертой частью исходного ядерного вещества (наследственного хроматина); и каждая из этих четырех клеток-потомков становится *сперматозоидом*, готовым к оплодотворению. Таким образом предотвращается удвоение хроматина при слиянии двух ядер в момент зачатия. Поскольку две полярные клетки вытесняются и теряются, не принимая дальнейшего участия в оплодотворении яйцеклетки, нам нет необходимости обсуждать их далее. Но мы должны уделить больше внимания женскому пронуклеусу, который один остается после экструзии полярных клеток и растворения зародышевого пузырька (рис. 23 е к). Это крошечное круглое тельце хроматина теперь служит центром притяжения для вторгшегося в большую зрелую яйцеклетку сперматозоида и сливается с его "головой", мужским пронуклеусом. Продуктом этого слияния, которое является самой важной частью акта оплодотворения, является ствольное ядро, или ядро первой сегментации (*архикарион*), то есть ядро новорожденной эмбриональной ствольной клетки или "клетки первой сегментации". Эта ствольная клетка является отправной точкой для последующих эмбриональных процессов.

Гертвиг показал, что крошечные прозрачные яйцеклетки иглокожих наиболее удобны для наблюдения за деталями этого важного процесса оплодотворения. В этом случае мы можем легко и успешно провести искусственное оплодотворение и проследить за формированием ствольной клетки шаг за шагом в течение десяти минут. Если мы поместим созревшие яйцеклетки морской звезды или морского ежа в часовое стекло с морской водой и добавим каплю зрелой сперматозоидной жидкости, то обнаружим, что каждая яйцеклетка оплодотворилась в течение пяти минут. Тысячи тонких, подвижных реснитчатых клеток, которые мы называли "нитеями сперматозоидов" (рис. 20), прокладывают себе путь к яйцеклетке благодаря своего рода химическому чувствительному действию, которое можно назвать "обонянием". Но из всего этого бесчисленного множества сперматозоидов выбирается только один - тот, который первым достигает яйцеклетки змеевидными движениями своего хвоста и касается ее головкой. В том месте, где острие его головки касается поверхности яйцеклетки, протоплазма последней приподнимается в виде

небольшой бородавки - "пропиточного возвышения" (рис. 25 А). Затем сперматозоид пробивает себе путь в нее головкой, а хвост снаружи все время извивается (рис. 25 Б, В). Вскоре хвост также исчезает внутри яйцеклетки. В то же время яйцеклетка выделяет тонкую внешнюю желточную мембрану (рис. 25 С), начиная с точки оплодотворения; она препятствует проникновению сперматозоидов.

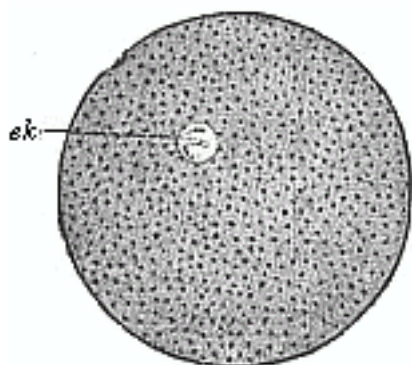


Рис. 24 - **Оплодотворенная яйцеклетка иглокожих** с маленьким однородным ядром (*ek*). (Из Гертвига.)

Внутри оплодотворенной яйцеклетки мы теперь видим быстрый ряд важнейших изменений. Грушевидная головка сперматозоида, или "головка сперматозоида", становится больше и круглее и превращается в мужское пронуклеус (рис. 26 с *k*). Это оказывает притягательное воздействие на мелкие гранулы или частицы, которые распределены в протоплазме яйцеклетки; они выстраиваются в линии в форме звезды. Но притяжение или "сродство" между двумя ядрами еще сильнее. Они движутся друг к другу внутри желтка с возрастающей скоростью, причем мужское ядро (рис. 27 с *k*) движется быстрее, чем женское (*ek*). Крошечное мужское ядро захватывает с собой лучистую мантию, которая распространяется вокруг него, как звезда. Наконец два половых ядра соприкасаются (обычно в центре шаровидной яйцеклетки), прилегают друг к другу, сплющиваются в местах соприкосновения и сливаются в общую массу. Маленькая центральная частица нуклеина, которая образуется при таком соединении ядер, - это стволовое ядро, или ядро первой сегментации; новообразованная клетка, продукт оплодотворения, - это наша стволовая клетка, или "сфера первой сегментации" (рис. 2).

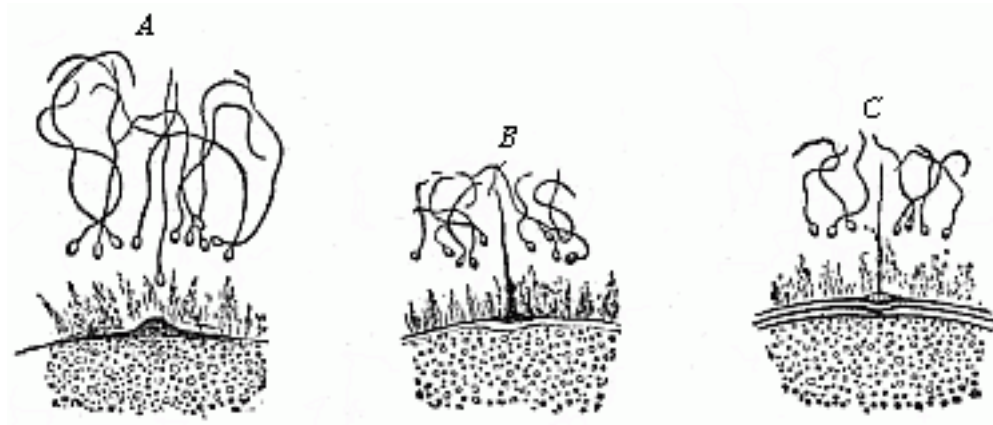


Рис. 25 - Импрегнация **яйцеклетки рыбы-звезды**. (Из Гертвига.) Показана лишь небольшая часть поверхности яйцеклетки. Один из многочисленных сперматозоидов приближается к "оплодотворяющему возвышению" (А), касается его (В), а затем проникает в протоплазму яйцеклетки (С).

Таким образом, единственным важным моментом в процессе полового размножения или оплодотворения является образование новой клетки, стволовой клетки, в результате соединения двух изначально разных клеток - женской яйцеклетки и мужского сперматозоида. Этот процесс имеет огромное значение и заслуживает самого пристального внимания; все, что происходит в дальнейшем развитии этой первой клетки и в жизни организма, который из нее возникает, с самого начала определяется химическим и морфологическим составом стволовой клетки, ее ядра и тела. Поэтому мы должны очень внимательно изучить возникновение и строение стволовой клетки.

Первый вопрос, который возникает, - это вопрос о двух различных активных элементах, ядре и протоплазме, в реальной коалесценции. Очевидно, что ядро играет более важную роль в этом процессе. Поэтому Гертвиг излагает свою теорию зачатия по принципу: "Зачатие состоит в копуляции двух клеточных ядер, которые происходят из мужской и женской клетки". А поскольку явление наследственности неразрывно связано с репродуктивным процессом, мы можем далее заключить, что эти два совокупляющихся ядра "передают характеристики, которые передаются от родителей к потомству". В этом смысле я еще в 1866 году (в девятой главе *"Общей морфологии"*) приписывал репродуктивному ядру функции генерации и *наследственности*, а питательной протоплазме - обязанности питания и *адаптации*. Поскольку, кроме того, при зачатии происходит полная коалесценция взаимно притягивающихся ядерных субстанций, а образовавшееся новое ядро (стволовое ядро) является реальной отправной точкой для развития нового организма, можно сделать вывод, что мужское ядро передает ребенку качества отца, а женское - черты матери. Не следует забывать, однако, что протоплазматические тела копулирующих клеток также сливаются воедино в процессе оплодотворения; клеточное тело вторгшегося сперматозоида (ствол и хвост мужской реснитчатой клетки) растворяется в желтке женской яйцеклетки. Эта коалесценция не так важна, как коалесценция ядер, но ее нельзя упускать из виду; и, хотя этот процесс не так хорошо нам известен, мы ясно видим в нем, по крайней мере, формирование звездообразной фигуры (радиальное расположение частиц в плазме) (рис. 26-27).

Старые теории оплодотворения вообще заблуждались, считая крупную яйцеклетку единственной основой нового организма, и приписывали сперматозоиду лишь работу по стимулированию и зарождению его развития. Стимул, который он давал яйцеклетке, иногда считался чисто химическим, иногда - физическим (по принципу передаваемого движения), или, опять же, мистическим и трансцендентным процессом. Эта ошибка отчасти объяснялась несовершенным знанием в то время фактов оплодотворения, а отчасти - поразительной разницей в размерах двух половых клеток. Большинство ранних наблюдателей считали, что сперматозоид не проникает в яйцеклетку. И даже когда это было доказано, считалось, что сперматозоид исчезает в яйцеклетке, не оставляя следа. Однако великолепные исследования, проведенные в последние три десятилетия с помощью тончайших технических методов нашего времени, полностью разоблачили ошибочность этого мнения. Было показано, что крошечный сперматозоид *не подчиняется, а координирует свою работу* с крупной яйцеклеткой. Ядра этих двух клеток, как носители наследственных признаков родителей, имеют одинаковое физиологическое значение. В некоторых случаях нам удалось доказать, что масса активного ядерного вещества, которое соединяется при копуляции двух половых ядер, изначально одинакова для обоих.

Эти морфологические факты прекрасно согласуются с известной физиологической истиной, что ребенок наследует от обоих родителей и что в среднем они распределены одинаково. Я говорю "в среднем", потому что хорошо известно, что ребенок может иметь большее

сходство с отцом или с матерью; это само собой разумеется, если речь идет о первичных половых признаках (половых железах). Но также возможно, что определение последнего - весомое определение того, будет ли ребенок мальчиком или девочкой, - зависит от небольшого качественного или количественного различия в нуклеине или окрашенном ядерном веществе, которое поступает от обоих родителей в процессе зачатия.

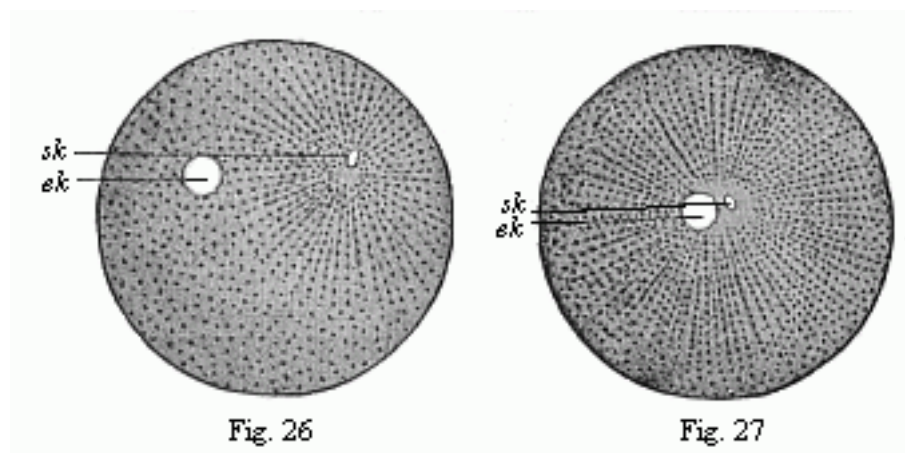


Рис. 26 и 27. - Оплодотворение **яйцеклетки морского ежа**. (Из *Гертвига*) На рис. 26 маленькое ядро сперматозоида (sk) движется к более крупному ядру яйцеклетки (ek). На рис. 27 они почти соприкасаются и окружены лучистой мантией протоплазмы.

Разительные различия соответствующих половых клеток по размеру и форме, которые привели к ошибочным мнениям ранних ученых, легко объясняются принципом разделения труда. Инертная, неподвижная яйцеклетка увеличивается в размерах в зависимости от количества запасов, которые она накапливает в виде питательного желтка для развития зародыша. Активно плавающий сперматозоид уменьшается в размерах пропорционально необходимости искать яйцеклетку и прокладывать себе путь в ее желток. Эти различия очень заметны у высших животных, но у низших они гораздо меньше. У тех протистов (одноклеточных растений и животных), которые имеют первые зачатки полового размножения, две копулирующие клетки сначала совершенно равны. В этих случаях акт оплодотворения - не что иное, как внезапный *рост*, при котором первоначально простая клетка удваивает свой объем и таким образом подготавливается к размножению (делению клетки). После этого наблюдаются незначительные различия в размерах копулирующих клеток, хотя мелкие из них все еще имеют ту же форму, что и крупные. И только когда разница в размерах становится очень выраженной, обнаруживается заметное различие в форме: сперматозоид меняется больше по форме, а яйцеклетка - по размеру.

Вполне согласуется с этой новой концепцией *эквивалентности двух гонад* или равного физиологического значения мужских и женских половых клеток и их равной доли в процессе наследственности тот важный факт, установленный Гертвигом (1875), что при нормальном оплодотворении только один единственный сперматозоид копулирует с одной яйцеклеткой; мембрана, которая поднимается на поверхности желтка сразу после проникновения одного сперматозоида (рис. 25 С), не позволяет проникнуть другим. Все соперники удачливого проникателя исключаются и погибают. Но если яйцеклетка переходит в болезненное состояние, если она становится жесткой из-за понижения температуры или одурманивается наркотиками (хлороформом, морфием, никотином и т. д.), в ее желточное тело могут проникнуть два или более сперматозоидов. Тогда мы наблюдаем *полиспермизм*. Чем больше Гертвиг хлороформировал яйцеклетку, тем больше сперматозоидов могло проникнуть в ее бессознательное тело.

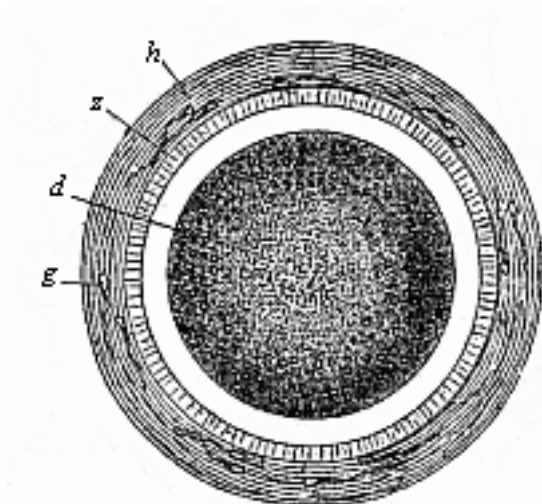


Рис. 28 - Стволовая клетка **кролика**, увеличенная. В центре зернистой протоплазмы оплодотворенной яйцеклетки (*d*) видно маленькое, яркое ядро стебля, *z* - оволема, со слизистой оболочкой (*h*). *s* - мертвые сперматозоиды.

Эти замечательные факты оплодотворения представляют также величайший интерес для психологии, особенно в том, что касается теории клетки-души, которую я считаю ее главным фундаментом. Описанные нами явления можно понять и объяснить, лишь приписав сексуальным принципам некую низшую степень психической активности. Они *чувствуют* близость друг друга, их влечет друг к другу *чувствительный* импульс (вероятно, связанный с запахом); они *движутся* друг к другу и не успокаиваются, пока не сольются воедино. Физиологи могут сказать, что речь идет лишь о своеобразном физико-химическом явлении, а не о психическом действии; но разделить эти два явления невозможно. Даже психические функции, в строгом смысле этого слова, являются лишь сложными физическими процессами, или "психофизическими" явлениями, которые во всех случаях определяются исключительно химическим составом их материального субстрата.

Монистический взгляд на этот вопрос становится достаточно ясным, если вспомнить о радикальном значении импринтинга для наследственности. Хорошо известно, что от родителей к детям передаются не только тончайшие телесные структуры, но и тончайшие душевные черты. При этом хроматическая материя мужского ядра является таким же важным проводником, как и большая кариоплазматическая субстанция женского ядра; первая передает психические особенности отца, а вторая - матери. Смешение двух родительских ядер определяет индивидуальный психический характер ребенка.

Но есть еще один важный психологический вопрос - самый важный из всех, - на который определенно ответили последние открытия, связанные с зачатием. Это вопрос о бессмертии души. Ни один факт не проливает на него больше света и не опровергает его более убедительно, чем описанный нами элементарный процесс зачатия. Ведь это совокупление двух половых ядер (рис. 26 и 27) указывает на точный момент, когда человек начинает существовать. Все телесные и психические особенности новорожденного - это совокупность наследственных качеств, которые он получил при размножении от родителей и предков. Все, что человек приобретает впоследствии в жизни благодаря работе своих органов, влиянию окружающей среды, воспитанию - словом, адаптации, - не может изгладить того общего очертания его существа, которое он унаследовал от своих родителей. Но эта наследственная предрасположенность, составляющая суть каждой человеческой души, не "вечна", а "временна"; она появляется на свет лишь в тот момент, когда ядро сперматозоида отца и

ядро материнской яйцеклетки встречаются и сливаются воедино. Очевидно, что нерационально предполагать "вечную жизнь без конца" для отдельного явления, начало которого мы можем указать с точностью до мгновения путем прямого визуального наблюдения.

Огромное значение процесса оплодотворения для ответа на подобные вопросы совершенно очевидно. Правда, зачатие никогда не изучалось микроскопически во всех его деталях в человеческом случае - несмотря на то, что оно происходит в каждый момент времени - по причинам, которые достаточно очевидны. Однако две клетки, требующие рассмотрения, - женская яйцеклетка и мужской сперматозоид - в случае с человеком происходят точно так же, как и у всех других млекопитающих; человеческий плод или эмбрион, возникающий в результате копуляции, имеет ту же форму, что и у других животных. Поэтому ни один ученый, знакомый с фактами, не сомневается в том, что процессы оплодотворения у человека точно такие же, как и у других животных.

Стволовая клетка, которая образуется и с которой каждый человек начинает свою карьеру, не может быть отличима по внешнему виду от клеток других млекопитающих, например кролика (рис. 28). В случае с человеком эта стволовая клетка также существенно отличается от исходной яйцеклетки как по форме (морфологически), так и по материальному составу (химически) и по жизненным свойствам (физиологически). Частично она происходит от отца, частично - от матери. Поэтому неудивительно, что ребенок, развивающийся из него, наследует от обоих родителей. Жизненные движения каждой из этих клеток образуют сумму механических процессов, которые в конечном счете обусловлены движениями мельчайших жизненных частей, или молекул, живого вещества. Если мы согласимся называть это активное вещество *пластоном*, а его молекулы *пластидулами*, то мы можем сказать, что индивидуальный физиологический характер каждой из этих клеток обусловлен ее молекулярным пластидулодвижением. *Таким образом, пластидулы-движения цитулы являются результатом совместных пластидул-движений женской яйцеклетки и мужского сперматозоида.*^[15]

[15] С анатомической точки зрения плазмодий стволовой клетки или цитулы может рассматриваться как однородный и бесструктурный, как у монеры. Это не противоречит нашему гипотетическому приписыванию пластидам (или молекулам пластона) сложной молекулярной структуры. Сложность ее тем больше, чем сложнее развивающийся из нее организм и чем длиннее цепь его предков или чем больше предшествующих процессов наследственности и адаптации.

Глава VIII. ТЕОРИЯ ГАСТРУЛЯЦИИ

Во всем животном мире существует значительное согласие в отношении первых изменений, которые следуют за оплодотворением яйцеклетки и образованием стволовой клетки; они начинаются во всех случаях с сегментации яйцеклетки и формирования зародышевых слоев. Единственное исключение составляют простейшие, самые низшие и простые формы животного мира; они остаются одноклеточными на протяжении всей жизни. К этой группе относятся амебы, грегарины, ризоподы, инфузории и др. Поскольку весь их организм состоит из одной клетки, они никогда не могут образовывать зародышевые слои, или определенные пласты клеток. Но все остальные животные - все тканеобразующие животные, или *метазоа*, как мы их называем, в отличие от простейших, - строят настоящие зародышевые слои путем

многократного расщепления оплодотворенной яйцеклетки. Это мы находим у низших моллюсков и червей, а также у более высокоразвитых моллюсков, иглокожих, членистоногих и позвоночных.

У всех этих метазоа, или многоклеточных животных, основные эмбриональные процессы в значительной степени сходны, хотя поверхностному наблюдателю они часто кажутся существенно различными. Стволовая клетка, исходящая из оплодотворенной яйцеклетки, всегда проходит через многократное расщепление на ряд простых клеток. Все эти клетки являются прямыми потомками стволовой клетки и, по причинам, которые мы увидим далее, называются сегментными клетками. Повторяющееся расщепление стволовой клетки, которое приводит к появлению этих сегментационных сфер, давно известно как "сегментация". Рано или поздно сегментационные клетки соединяются вместе, образуя круглую (сначала шаровидную) эмбриональную сферу (*бластулу*); затем они формируются в две совершенно разные группы и располагаются в двух отдельных пластах - двух *первичных зародышевых слоях*. Они окружают пищеварительную полость, примитивную кишку, с отверстием, примитивным ртом. Важную эмбриональную форму, обладающую этими примитивными органами, мы называли *гастроулой*, а процесс ее формирования - *гастроуляцией*. Этот онтогенетический процесс имеет очень большое значение и является настоящей отправной точкой в построении организма многоклеточного животного.

Фундаментальные эмбриональные процессы расщепления яйцеклетки и формирования зародышевых слоев были очень тщательно изучены за последние тридцать лет, и их реальное значение было оценено. Они представляют собой поразительное разнообразие в различных группах, и доказать их существенную идентичность во всем животном мире было нелегкой задачей. Но поскольку в 1872 году я сформулировал теорию гастроуляции, а затем (1875) свел все различные формы сегментации и гастроуляции к одному фундаментальному типу, можно сказать, что их идентичность установлена. Таким образом, мы овладели законом единства, который управляет первыми эмбриональными процессами у всех животных.

Человек похож на всех других высших животных, особенно на обезьян, в том, что касается этих самых ранних и важных процессов. Поскольку человеческий эмбрион даже на гораздо более поздней стадии развития - когда мы уже видим мозговые пузырьки, глаза, уши, жаберные дуги и т. д. - принципиально не отличается от аналогичных форм других высших млекопитающих, мы можем с уверенностью предположить, что они сходны в самых ранних эмбриональных процессах, сегментации и формировании зародышевых слоев. Это, правда, еще не установлено наблюдениями. Нам еще не доводилось препарировать женщину сразу после оплодотворения и исследовать стволовые или сегментационные клетки в ее яйцеводе. Однако, поскольку самые ранние человеческие эмбрионы, которые мы исследовали, и более поздние и развитые формы совпадают с таковыми у кролика, собаки и других высших млекопитающих, ни один разумный человек не будет сомневаться в том, что сегментация и формирование слоев в обоих случаях одинаковы.

Но особая форма сегментации и образования слоев, которую мы находим у млекопитающих, отнюдь не является первоначальной, простой, палингенетической формой. Она была сильно модифицирована и кеногенетически изменена в результате очень сложной адаптации к эмбриональным условиям. Поэтому мы не можем понять ее саму по себе. Для этого нам необходимо провести *сравнительное* исследование сегментации и слоеобразования в животном мире, и в первую очередь мы должны искать первоначальную, *палингенетическую* форму, из которой постепенно развилась модифицированная *кеногенетическая* (см. с. 4) форма.

Эта оригинальная неизменная форма сегментации и слоеобразования встречается сегодня только в одном случае в позвоночном стебле, к которому принадлежит человек, - у самого низкого и самого старого его члена, замечательного ланцетника или амфиокса (см. главы XVI и XVII). Но точно такую же палингенетическую форму эмбрионального развития мы находим у многих беспозвоночных животных, например, у замечательных асцидий, прудовой улитки (*Limnæus*) и червя-стрелы (*Sagitta*), у многих иглокожих и книдарий, таких как обыкновенная рыба-звезда и морской еж, у многих медуз и кораллов, а также у простейших губок (*Olynthus*). В качестве иллюстрации можно привести палингенетическую сегментацию и формирование зародышевого слоя у восьмипалого островного коралла, который я обнаружил в Красном море и описал как *Monoxenia Darwinii*.

Пропитанная яйцеклетка этого коралла (рис. 29 А, Б) сначала распадается на две равные клетки (В). Сначала ядро стволовой клетки и ее центральное тело делятся на две половины. Они отталкиваются друг от друга и действуют как центры притяжения на окружающую протоплазму, в результате чего протоплазма сжимается кольцевой бороздой и, в свою очередь, делится на две половины. Каждая из двух образовавшихся сегментационных клеток делится таким же образом на две равные клетки. Четыре сегментные клетки (внучки стволовой клетки) лежат в одной плоскости. Теперь, однако, каждая из них делится на две равные половины, причем расщепление ядра снова предшествует расщеплению окружающей протоплазмы. Возникшие таким образом восемь клеток делятся на шестнадцать, те - на тридцать две, а затем (каждая из них постоянно делится пополам) - на шестьдесят четыре, 128 и т. д.^[16] Конечным результатом этого повторяющегося расщепления является образование шаровидного скопления подобных сегментированных клеток, которое мы называем тутовым образованием или морулой. Клетки плотно прижаты друг к другу, как части шелковицы или ежевики, и это придает поверхности сферы бугристый вид (рис. Е).^[17]

[16] При первоначальной гастрюляции, или чистейшей палингенетической форме расщепления, число образующихся таким образом сегментоядерных клеток возрастает в геометрической прогрессии. Однако у разных животных это число достигает разной высоты, так что морула, а также бластула могут состоять иногда из тридцати двух, иногда из шестидесяти четырех, а иногда из 128 и более клеток.

[17] Сегментоядерные клетки, составляющие морулу после завершения палингенетического расщепления, обычно кажутся совершенно одинаковыми и не имеют различий по размеру, форме и составу. Это, однако, не мешает им дифференцироваться в животные и вегетативные клетки даже во время расщепления.

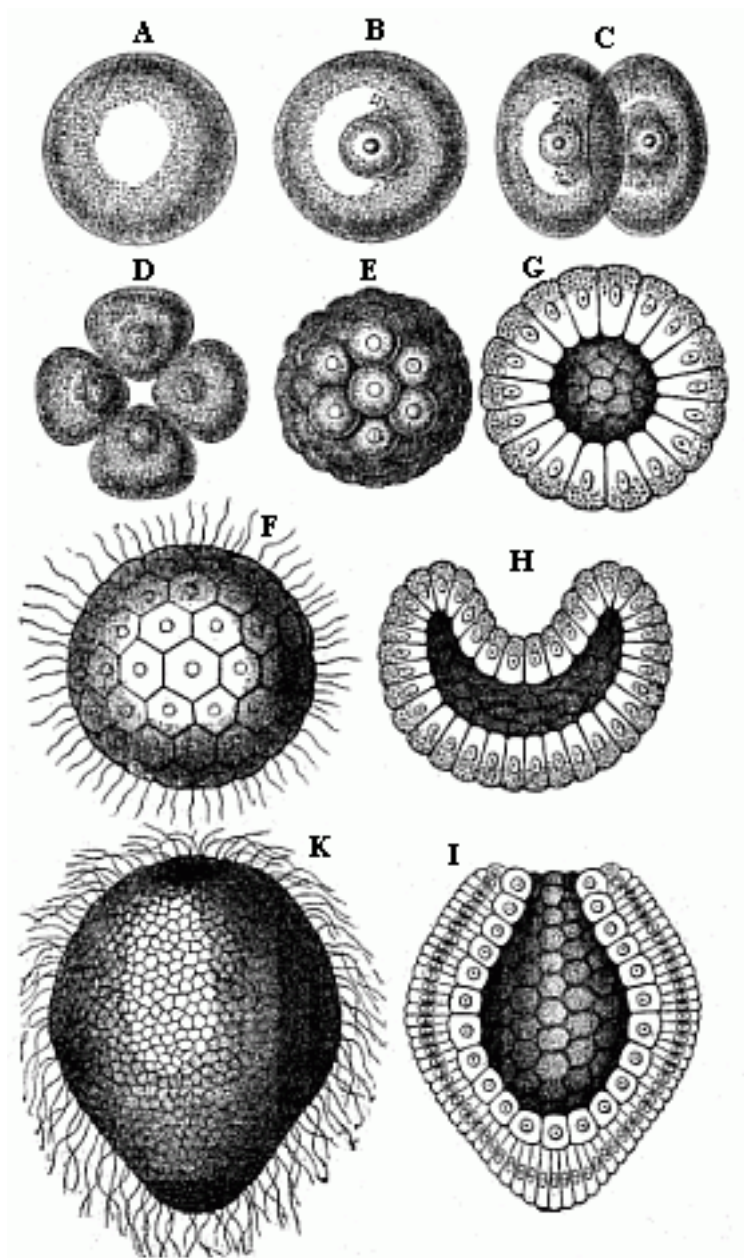


Рис. 29 - Гастрюляция **коралла** (*Monoxenia Darwinii*). А, Б, стволовая клетка (цитула) или импрегнированная яйцеклетка. На рисунке А (сразу после оплодотворения) ядро невидимо. На рисунке В (немного позже) оно вполне отчетливо. С две сегментоядерные клетки. Д четыре сегментные клетки. Е тутовое образование (морула). F бластосфера (бластула). G бластула (поперечный разрез). H депула, или полая бластула (поперечный разрез). I гастрюла (продольный разрез). К гастрюла, или чашеобразная сфера, внешний вид).

Когда расщепление заканчивается, тутовая масса превращается в полую шаровидную сферу. Внутри глобулы собирается водянистая жидкость или желе, сегментарные клетки разрыхляются, и все они поднимаются к поверхности. Там они сплющиваются под действием взаимного давления, приобретают форму усеченных пирамид и располагаются рядом друг с другом в один равномерный слой (рис. F, G). Этот слой клеток называется зародышевой мембраной (или бластодермой); однородные клетки, составляющие его простую структуру, называются бластодермическими клетками, а вся полая сфера, стенки которой состоят из предыдущих, называется *бластулой* или *бластосферой*.^[18]

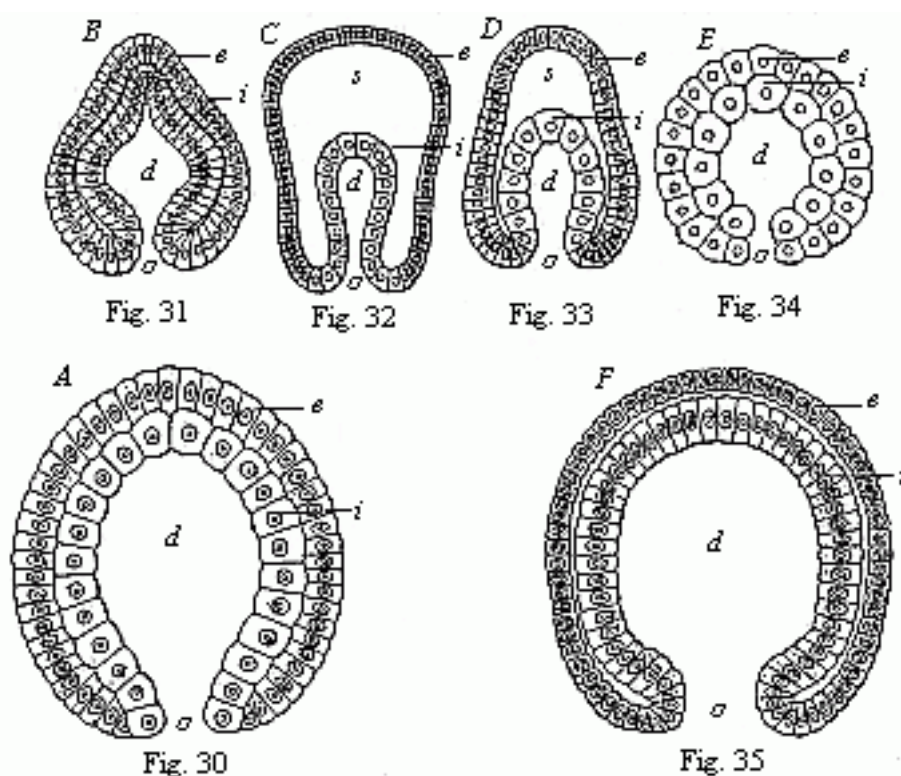
[18] Бластулу низших животных не следует путать с совершенно иной бластулой млекопитающих, которую правильно называть *гастроцистой* или *бластоцистой*. Этот *ценогенетический* гастроцистис и *палингенетическую* бластулу иногда очень ошибочно объединяют под общим названием бластула или везикула бластодермическая (*vesicula blastodermica*).

У нашего коралла, как и у многих других низших форм животного мира, молодой зародыш сразу же начинает самостоятельно передвигаться и плавать в воде. Из каждой бластодермической клетки вырастает тонкий, длинный, похожий на нить отросток, своего рода хлыст или плеть, который самостоятельно совершает колебательные движения, сначала медленные, но через некоторое время более быстрые (рис. F). Таким образом, каждая бластодерма становится ресничной клеткой. Совокупная сила всех этих вибрирующих ресничек заставляет всю бластулу двигаться вращательно. У многих других животных, особенно у тех, у которых эмбрион развивается в замкнутых мембранах, реснитчатые клетки образуются только на более поздней стадии или даже не образуются вовсе. Бластосфера может расти и расширяться за счет деления и увеличения бластодермических клеток (на поверхности сферы), а во внутренней полости выделяется больше жидкости. До сих пор существуют организмы, которые всю жизнь остаются на структурной стадии бластулы - полые пузырьки, плавающие в воде с помощью ресничного движения, стенка которых состоит из одного слоя клеток, такие как вольвокс, магосфера, синура и др. О большом филогенетическом значении этого факта мы еще поговорим в главе XIX.

Далее следует очень важный и примечательный процесс - изгиб или инвагинация бластулы (рис. H). Везикула с одним слоем клеток для стенки превращается в чашечку со стенкой из двух слоев клеток (ср. рис. G, H, I). Определенный участок на поверхности сферы уплощается, а затем загибается внутрь. Это углубление погружается все глубже и глубже, увеличиваясь за счет внутренней полости. Последняя уменьшается по мере углубления впадины. Наконец внутренняя полость исчезает совсем, а внутренняя сторона бластодермы (та, что выстилает впадину) вплотную прилегает к внешней. При этом клетки двух участков приобретают разные размеры и форму: внутренние клетки становятся более круглыми, а внешние - более овальными (рис. I). Таким образом, зародыш приобретает форму чашечки или кувшина со стенкой из двух слоев клеток, внутренняя полость которого открывается наружу с одного конца (место, где первоначально образовалось углубление). Мы называем эту очень важную и интересную эмбриональную форму "чашечным эмбрионом" или "чашечной личинкой" (*гаструла*, рис. 29, I продольный разрез, K внешний вид). В своей "*Естественной истории творения*" я дал название *derpula* замечательной промежуточной форме, которая появляется при переходе бластулы в гаструлу. На этой промежуточной стадии в эмбрионе есть две полости - исчезающая первоначальная полость (*бластоцель*) и формирующаяся примитивная кишечная полость (*прогастер*).

Я рассматриваю гаструлу как наиболее важную и значимую эмбриональную форму в животном мире. У всех настоящих животных (исключая одноклеточных протистов) при сегментации яйцеклетки образуется либо чистая, примитивная, палингенетическая гаструла (рис. 29 I, K), либо не менее поучительная ценогенетическая форма, которая развилась во времени из первой и может быть непосредственно сведена к ней. Безусловно, интереснейшим и поучительным фактом является то, что животные самых разных степеней - беспозвоночные и туники, моллюски и членистоногие, иглокожие и аннелиды, книдарии и губки - происходят от одной и той же эмбриональной формы. В качестве иллюстрации я

привожу несколько чистых форм гаструл из разных групп животных (рис. 30-35, пояснения даны под каждой).



- Рис. 30 (А) - Гастрола **очень простого примитивного кишечнотелного животного** или **гастрэада** (гастрофизема). (Геккель.)
- Рис. 31 (В) - Гастрола **червя** (*Sagitta*). (Из Ковалевского.)
- Рис. 32 (С) - Гастрола **иглокожного** (рыба-звезда, *Uraster*), не полностью сложенная (*derpula*). (Из Александра Агассиса.)
- Рис. 33 (D) - Гастрола **членистоногого** (примитивного краба, *науплиуса*) (как 32).
- Рис. 34 (Е) - Гастрола **моллюска** (прудовая улитка, *Linnæus*). (Из Карла Рабля.)
- Рис. 35 (F) - Гастрола **позвоночного** (ланцетник, *Amphioxus*). (Из Ковалевского.) (Вид спереди.)
- На каждом рисунке *d* - примитивная кишечная полость, *o* - примитивный рот, *s* - сегментационная полость, *i* - энтодерма (слой кишечника), *e* - эктодерма (слой кожи).

В связи с таким необычайным значением гастролы мы должны очень внимательно изучить ее первоначальное строение. Как правило, типичная гастрола очень мала, невидима невооруженным глазом или, в крайнем случае, видна только в виде тонкой точки при очень благоприятных условиях, и составляет в диаметре от 1/500 до 1/250 дюйма (реже 1/50 дюйма, а то и больше). По форме она обычно напоминает круглую чашку для питья. Иногда она довольно овальная, иногда более эллипсоидная или веретенообразная; в некоторых случаях она полукруглая или даже почти круглая, а в других удлинённая или почти цилиндрическая.

Внутреннюю полость тела гастролы и ее отверстие я называю примитивным кишечником (*progaster*) и примитивным ртом (*prostoma*), поскольку эта полость является первым зачатком пищеварительной полости организма, а отверстие первоначально служило для приема пищи в нее. Естественно, что примитивные кишка и рот впоследствии очень сильно изменяются в различных классах животных. У большинства кишечнополостных и многих аннелид (червеобразных животных) они остаются неизменными на протяжении всей жизни. Но у большинства высших животных, как и у позвоночных, из примитивного кишечника развивается только большая центральная часть позднего пищеварительного канала;

поздний рот - это новое развитие, а примитивный рот исчезает или превращается в анус. Поэтому мы должны тщательно различать примитивный кишечник и рот гастролы и поздний пищеварительный канал и рот полностью развитого позвоночного.^[19]

[19] Мое различие (1872) между примитивными кишечником и ртом и более поздними постоянными желудком (*метагастерой*) и ртом (*метастомой*) подверглось большой критике; но оно так же обосновано, как и различие между примитивными почками и постоянными почками. Профессор Э. Рей-Ланкестер через три года после этого (1875) предложил название *archenteron* для примитивного кишечника и *blastoporus* для примитивного рта.

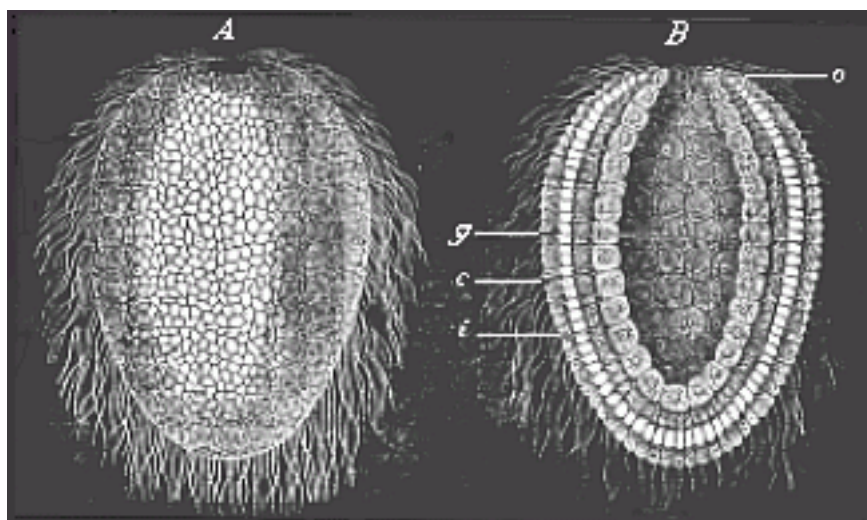


Рис. 36. Гастрола **нижней губки** (линтуса). А - вид снаружи, В - продольный разрез по оси, g - примитивная кишечная полость, а - примитивное ротовое отверстие, i - внутренний слой клеток (энтодерма, эндобласт, кишечный слой), e - наружный слой клеток (наружный зародышевый слой, эктодерма, эктобласт, или кожный слой).

Два слоя клеток, выстилающих кишечную полость и составляющих ее стенку, имеют огромное значение. Эти два слоя, которые являются единственными строителями всего организма, - не что иное, как два первичных зародышевых слоя, или примитивные зародышевые слои. Я уже говорил в вступительном разделе (глава III) об их коренной важности. Наружный слой - это кожный слой, или *эктодерма* (рис. 30-35e); внутренний слой - это кишечный слой, или *энтодерма* (i). Первый слой часто называют эктобластом, или эпибластом, а второй - эндобластом, или гипобластом. *Только из этих двух первичных зародышевых слоев развивается весь организм всех метазоа, или многоклеточных животных.* Кожный слой образует внешнюю кожу, а кишечный - внутреннюю кожу или выстилку тела. Между этими двумя зародышевыми слоями впоследствии развиваются средний зародышевый слой (*мезодерма*) и полость тела (*келома*), заполненная кровью или лимфой.

Два первичных зародышевых слоя были впервые выделены Пандером в 1817 году на инкубированном цыпленке. Двадцать лет спустя (1849) Хаксли указал, что у многих низших зоофитов, особенно у медуз, все тело на протяжении всей жизни состоит из этих двух первичных зародышевых слоев. Вскоре после этого (1853) Оллман ввел названия, которые стали общеупотребительными; он назвал наружный слой *эктодермой* ("наружная кожа"), а внутренний - *энтодермой* ("внутренняя кожа"). Но в 1867 году было показано, в частности Ковалевским, на основании сравнительных наблюдений, что и у беспозвоночных самых

различных классов - каннелид, моллюсков, иглокожих и членистоногих - тело развивается из тех же двух первичных слоев. Наконец, я обнаружил их (1872) у самых низших тканеобразующих животных, губок, и доказал в своей теории гастрюляции, что эти два слоя должны рассматриваться как идентичные во всем животном мире, от губок и кораллов до насекомых и позвоночных, включая человека. Эта фундаментальная "гомология [идентичность] первичных зародышевых слоев и примитивной кишки" была подтверждена в течение последних тридцати лет тщательными исследованиями многих способных наблюдателей, и в настоящее время она является общепризнанной для всех метазоа.

Как правило, клетки, составляющие два первичных зародышевых слоя, заметно различаются даже на стадии гастрюлы. Обычно (если не всегда) клетки кожного слоя, или эктодермы (рис. 36 с и 37 е), мельче, многочисленнее и светлее, а клетки кишечного слоя, или энтодермы (*i*), крупнее, менее многочисленны и темнее. Протоплазма эктодермических (наружных) клеток более прозрачная и твердая, чем более плотное и мягкое клеточное вещество энтодермических (внутренних) клеток; последние, как правило, гораздо богаче желточными гранулами (белковыми и жировыми частицами), чем первые. Также клетки кишечного слоя, как правило, имеют более сильное сродство к красящим веществам и быстрее и заметнее, чем клетки кожного слоя, принимают оттенок в растворе кармина, анилина и т. д. Ядра клеток энтодермы обычно округлые, а клеток эктодермы - овальные.

Когда процесс удвоения завершен, обнаруживаются очень яркие гистологические различия между клетками двух слоев (рис. 37). Крошечные светлые клетки эктодермы (*e*) резко отличаются от более крупных и темных клеток энтодермы (*i*). Часто эта дифференциация клеточных форм происходит на очень ранней стадии, во время процесса сегментации, и уже очень заметна в бластуле.

До сих пор мы рассматривали только ту форму сегментации и гастрюляции, которую по многим и веским причинам мы можем считать исходной, первобытной или палингенетической формой. Мы могли бы назвать ее "равной" или однородной сегментацией, поскольку разделенные клетки сначала (а часто и до образования бластодермы) сохраняют сходство друг с другом. Мы даем название "колоколовидная гастрюла", или *архигастрюла*, гастрюле, которая ее сменяет. В такой же форме, как и у рассмотренного нами коралла (*Monoxenia*, рис. 29), она встречается у низших зоофитов (гастрофизема, рис. 30) и простейших губок (олинтус, рис. 36), а также у многих медуз и гидраполипов, низших типов червей различных классов (брахиопод, стрелолиста, рис. 31), туникатах (асцидии), многих иглокожих (рис. 32), низших членистоногих (рис. 33), моллюсках (рис. 34), и, наконец, в несколько измененном виде, в низшем позвоночном (амфиокс, рис. 35).

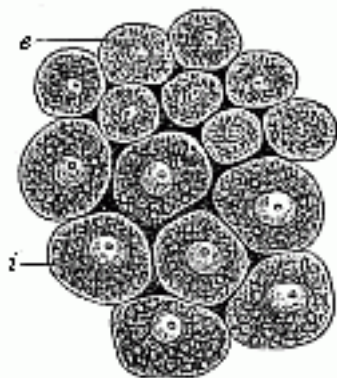


Рис. 37. Клетки **двух первичных зародышевых слоев** млекопитающего (из обоих слоев бластодермы). *i* более крупные и темные клетки внутреннего слоя, растительного слоя или энтодермы. *e* более мелкие и четкие клетки наружного слоя, животного слоя или эктодермы.

Гаструляция амфиокса особенно интересна, потому что этот самый низкий и самый древний из всех позвоночных имеет огромное значение в связи с эволюцией позвоночного ствола, а значит, и человека (сравните главы XVI и XVII). Как сравнительный анатом проследивает наиболее сложные черты в строении различных классов позвоночных в дивергентном развитии от этого простого примитивного позвоночного, так и сравнительная эмбриология проследивает различные вторичные формы гаструляции позвоночных до простого, первичного формирования зародышевых слоев у амфиокса. Хотя это образование, в отличие от ценогенетических модификаций позвоночных, в целом можно считать палингенетическим, оно все же отличается по некоторым признакам от довольно примитивной гаструляции, которую мы имеем, например, у *Monoxenia* (рис. 29) и *Sagitta*. Хатшек справедливо замечает, что сегментация яйцеклетки у амфиокса не строго равна, но почти равна и приближается к неравной. Разница в размерах между двумя группами клеток остается очень заметной и в дальнейшем ходе сегментации; более мелкие животные клетки верхнего полушария делятся быстрее, чем более крупные растительные клетки нижнего (рис. 38 А, Б). Поэтому бластодерма, образующая в конце процесса расщепления однослойную стенку шаровидной бластулы, не состоит из однородных клеток одинакового размера, как у *Sagitta* и *Monoxenia*; клетки верхней половины бластодермы (материнские клетки эктодермы) более многочисленные и мелкие, а клетки нижней половины (материнские клетки энтодермы) менее многочисленные и крупные. Кроме того, сегментационная полость бластулы (рис. 38 С, *h*) не совсем шаровидная, а образует уплощенный сфероид с неравными полюсами вертикальной оси. Во время сворачивания бластулы в чашечку на вегетативном полюсе ее оси разница в размерах бластодермических клеток увеличивается (рис. 38 D, E); она наиболее заметна, когда инвагинация завершена и сегментационная полость исчезла (рис. 38 F). Более крупные растительные клетки энтодермы богаче гранулами и поэтому темнее, чем более мелкие и светлые животные клетки эктодермы.

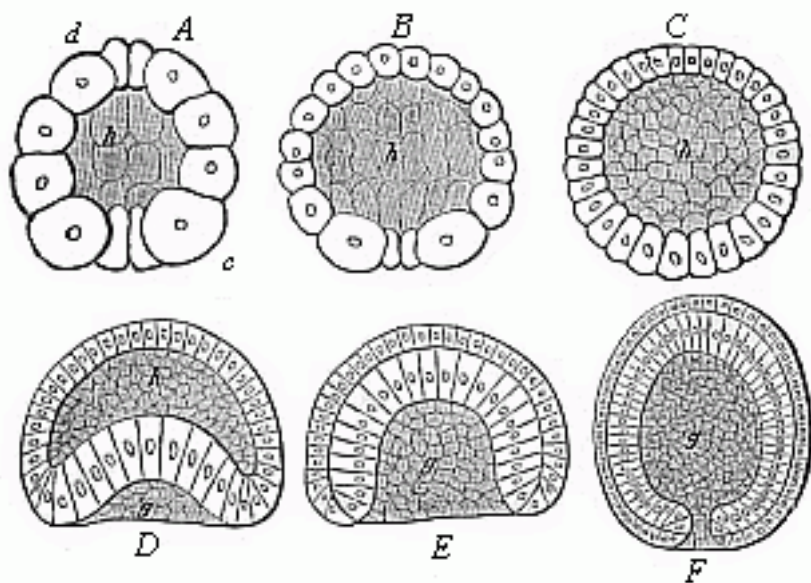


Рис. 38 - Гаструляция **амфиокса**, по Хатшеку (вертикальный разрез через ось яйцеклетки). А, В, С три стадии формирования бластулы; D, E изгиб бластулы; F полная гаструла. *h* сегментация-полость. *g* примитивная кишечная полость.

Но неравномерная гастрюляция амфиокса отличается от типичного равного расщепления у *Sagitta*, *Monoxenia* (рис. 29) и *Olynthus* (рис. 36) еще одной важной особенностью. Чистая архигастрюла последних форм одноосная, в поперечном сечении круглая по всей длине. Вегетативный полюс вертикальной оси находится как раз в центре примитивного устья. В гастрюле амфиокса этого нет. Во время складывания бластулы идеальная ось уже изогнута с одной стороны, так как рост бластодермы (или увеличение числа ее клеток) происходит быстрее с одной стороны, чем с другой; сторона, которая растет быстрее и поэтому более изогнута (рис. 39 *v*), будет передней или брюшной стороной, противоположная, более плоская сторона образует спину (*d*). Примитивный рот, который у типичных архигастрюл сначала находился на вегетативном полюсе главной оси, теперь отодвинут на спинную сторону; и если сначала две губы лежали в плоскости под прямым углом к главной оси, то теперь они так далеко отодвинуты, что их плоскость пересекает ось под острым углом. Поэтому дорсальная губа является верхней и более передней, а вентральная - нижней и мешающей. В последней, у вентрального перехода энтодермы в эктодерму, бок о бок располагается пара очень крупных клеток, одна справа, другая слева (рис. 39 *p*): это важные полярные клетки примитивного рта, или "примитивные клетки мезодермы". Вследствие этих значительных вариаций, возникающих в процессе гастрюляции, примитивная одноосная форма архигастрюлы у амфиокса уже стала трехосной, и, таким образом, двусторонняя, или билатеральная, симметрия тела позвоночных уже была установлена. От амфиокса это передалось всем остальным модифицированным гастрюлам позвоночных.

Кроме этой двусторонней структуры, гастрюла амфиокса напоминает типичную архигастрюлу низших животных (рис. 30-36), в которой два первичных зародышевых слоя развиваются из одного слоя клеток. Это, очевидно, самая древняя и оригинальная форма метазойного зародыша. Хотя упомянутые мною животные принадлежат к самым разным классам, они, тем не менее, сходятся друг с другом и со многими другими формами животных в том, что сохранили до наших дней, благодаря консервативной наследственности, эту палингенетическую форму гастрюляции, доставшуюся им от их самых ранних общих предков. Но это не случай с подавляющим большинством животных. У них первоначальный эмбриональный процесс постепенно, в течение миллионов лет, более или менее изменился в результате адаптации к новым условиям развития. И сегментация яйцеклетки, и последующая гастрюляция были таким образом значительно изменены. На самом деле эти вариации со временем стали настолько велики, что сегментация не была правильно понята у большинства животных, а гастрюла не была признана. Только после того, как я провел обширное сравнительное исследование, длившееся значительное время (в 1866-75 годах), на животных самых разных классов, мне удалось показать один и тот же общий типичный процесс в этих, казалось бы, очень разных формах гастрюляции и привести их все к одной исходной форме. Все те формы, которые отклоняются от первичной палингенетической гастрюляции, я рассматриваю как вторичные, модифицированные и кеногенетические. Более или менее отклоняющуюся форму гастрюлы можно назвать вторичной, модифицированной гастрюлой или *метагастрюлой*. В конце этой главы читатель найдет схему различных видов сегментации и гастрюляции.

Самым важным процессом, определяющим различные ценогенетические формы гастрюляции, является изменение питания яйцеклетки и накопление в ней питательного желтка. Под ним мы понимаем различные химические вещества (главным образом гранулы альбумина и жировые частицы), которые служат исключительно в качестве резервного вещества или пищи для зародыша. Поскольку метазойный зародыш на ранних стадиях развития еще не в состоянии добывать себе пищу и строить каркас, необходимый материал должен быть накоплен в яйцеклетке. Поэтому мы различаем в яйцеклетке два основных

элемента - активный формирующий желток (протоплазма) и пассивный пищевой желток (дейтоплазма, ошибочно называемая "желтком"). В маленьких палингенетических яйцеклетках, сегментацию которых мы уже рассматривали, желточные гранулы настолько малы и так регулярно распределены в протоплазме яйцеклетки, что их наличие не влияет на равномерное и многократное расщепление. Но в подавляющем большинстве животных яйцеклеток пищевой желток более или менее значителен и хранится в определенной части яйцеклетки, так что даже в неоплодотворенной яйцеклетке "зернохранилище" можно четко отличить от формирующей плазмы. Как правило, затем формирующийся елк (с зародышевым пузырьком) собирается на одном полюсе, а пищевой елк - на другом. Первый - это *животный*, а второй - *растительный* полюс вертикальной оси яйцеклетки.

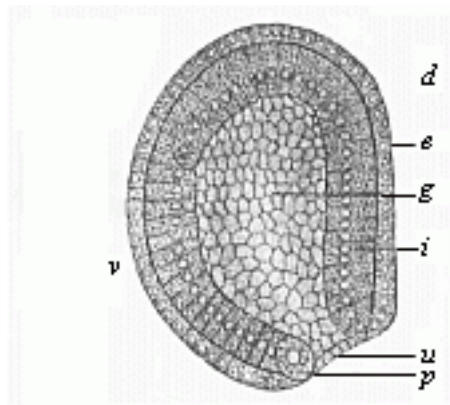


Рис. 39 - Гастрюла **амфиокса, вид с левой стороны** (схематическое срединное сечение). (Из *Хатшека*.) *g* примитивный кишечник, *u* примитивный рот, *p* перистомальные полюсные клетки, *i* энтодерма, *e* эктодерма, *d* дорсальная сторона, *v* вентральная сторона.

В этих "телолецитальных" яйцеклетках, или яйцеклетках с желтком на одном конце (например, у циклостомы и амфибий), гастрюляция обычно происходит таким образом, что при расщеплении оплодотворенной яйцеклетки животная (обычно верхняя) половина расщепляется быстрее, чем растительная (нижняя). Сокращения активной протоплазмы, которые приводят к непрерывному расщеплению клеток, встречают в нижней вегетативной половине большее сопротивление со стороны пассивной дейтоплазмы, чем в верхней животной половине. Поэтому в последней мы находим больше, но меньше, а в первой - меньше, но больше клеток. Животные клетки производят наружный, а растительные - внутренний зародышевый слой.

Хотя эта неравная сегментация у циклостомы, ганоидов и амфибий на первый взгляд отличается от первоначальной равной сегментации (например, у моноксении, рис. 29), их объединяет то, что процесс расщепления затрагивает *всю* клетку; поэтому Ремак назвал ее *полной* сегментацией, а яйцеклетки - *голобластическими*, или "цельноклеточными". Иначе обстоит дело со второй основной группой яйцеклеток, которую он назвал *меробластической*, или "частично расщепляющейся": к этому классу относятся знакомые нам крупные яйца птиц и рептилий, а также большинства рыб. Инертная масса пассивного пищевого желтка в этих случаях настолько велика, что протоплазматические сокращения активного желтка не могут произвести дальнейшее расщепление. Как следствие, происходит лишь частичная сегментация. В то время как протоплазма в животной части яйцеклетки продолжает активно делиться, размножая ядра, дейтоплазма в растительной части остается более или менее неразделенной; она просто потребляется в качестве пищи формирующимися клетками. Чем больше пищи накапливается, тем более ограниченным становится процесс сегментации. Однако он может продолжаться некоторое время (даже

после того, как гастрюляция более или менее завершена) в том смысле, что ядра вегетативных клеток, распределенные в дейтоплазме, медленно увеличиваются путем расщепления; поскольку каждое из них окружено небольшим количеством протоплазмы, оно может впоследствии присвоить часть пищи-желтка и таким образом сформировать настоящую "клетку-желток" (*мероцит*). Когда это образование вегетативных клеток продолжается долгое время, после формирования двух первичных зародышевых слоев, оно получает название "постсегментация".

Меробластические яйцеклетки встречаются только у более крупных и высокоразвитых животных, и только у тех, чей зародыш нуждается в более длительном и богатом питании внутри плодных оболочек. В зависимости от того, где накапливается пища - в центре или по бокам яйцеклетки, мы выделяем две группы делящихся яйцеклеток - перибластические и дискобластические. В перибластических пища-желток находится в центре, заключенная внутри яйцеклетки (поэтому их также называют "центролецитальными" яйцеклетками): формирующийся желток окружает пищу-желток, и поэтому сам подвергается поверхностному расщеплению. Это встречается у членистоногих (крабы, пауки, насекомые и т.д.). У дискобластных яйцеклеток пищевой желток собирается с одной стороны, на растительном или нижнем полюсе вертикальной оси, в то время как ядро яйцеклетки и большая часть формирующего желтка находятся на верхнем или животном полюсе (поэтому такие яйцеклетки еще называют "телолецитальными"). В этих случаях расщепление яйцеклетки начинается с верхнего полюса и приводит к образованию спинного дисковидного зародыша. Так происходит у всех меробластических позвоночных, большинства рыб, рептилий и птиц, а также у яйцекладущих млекопитающих (однопроходных).

Гастрюляция дискобластных яйцеклеток, которая нас в первую очередь интересует, представляет серьезные трудности для микроскопического исследования и философского осмысления. Однако они были преодолены благодаря сравнительным эмбриологическим исследованиям, которые проводились рядом выдающихся ученых в течение последних нескольких десятилетий, особенно братьями Гертвигом, Раблем, Купфером, Селенкой, Рюккертом, Гетте, Раубером и др. Эти тщательные и осторожные исследования, опирающиеся на самые совершенные современные усовершенствования в техническом методе (в окраске и препарировании), дали очень хорошую поддержку взглядам, которые я выдвинул в своей работе "*О гастрюле и сегментации яйцеклетки животных*" [не переведено] в 1875 году. Поскольку очень важно четко понимать эти взгляды и их филогенетическую основу не только в отношении эволюции в целом, но и в особенности в связи с генезисом человека, я приведу здесь их краткое изложение в той мере, в какой они касаются позвоночного ствола: - 1.

1. Все позвоночные, включая человека, филогенетически (или генеалогически) родственны - то есть являются членами одного единственного природного ствола.
2. Следовательно, эмбриональные особенности в их индивидуальном развитии также должны иметь генетическую связь.
3. Поскольку гастрюляция амфиокса демонстрирует первоначальную палингенетическую форму в ее простейших чертах, гастрюляция других позвоночных должна была произойти от нее.
4. Ценогенетические модификации последних тем заметнее, чем больше пищевого желтка накапливается в яйцеклетке.

5. Хотя масса пищевого желтка может быть очень большой в яйцеклетках дискобластных позвоночных, тем не менее в каждом случае из морулы развивается бластула, как и в голобластных яйцеклетках.
6. Кроме того, в каждом случае гастрюла развивается из бластулы путем изгиба или инвагинации.
7. Полость, которая образуется в зародыше в результате этого изгиба, в каждом случае является примитивной кишкой (progaster), а ее отверстие - примитивным ртом (prostoma).
8. Пищевой желток, большой или маленький, всегда хранится в вентральной стенке примитивной кишки; клетки (называемые "мероцитами"), которые могут образоваться в ней впоследствии (путем "постсегментации"), также относятся к внутреннему зародышевому слою, как и клетки, которые непосредственно окружают примитивную кишечную полость.
9. Примитивный рот, который сначала находится внизу, на нижнем полюсе вертикальной оси, под действием роста желтка смещается назад, а затем вверх, к спинной стороне зародыша; таким образом, вертикальная ось примитивного кишечника постепенно превращается в горизонтальную.
10. Примитивный рот рано или поздно закрывается у всех позвоночных и не превращается в постоянное ротовое отверстие; он скорее соответствует "пропертистоме", или области ануса. С этого важного момента начинается формирование среднего зародышевого слоя, расположенного между двумя первичными слоями.

Широкие сравнительные исследования названных мною ученых показали далее, что у дископластных высших позвоночных (три класса амниот) примитивный рот эмбрионального диска, который долгое время тщетно искали, обнаруживается всегда и является не чем иным, как знакомой "примитивной бороздкой". Об этом мы расскажем дальше. Пока же мы понимаем, что гастрюляция может быть сведена к одному и тому же процессу у всех позвоночных. Более того, различные формы, которые она принимает у беспозвоночных, всегда можно свести к одному из четырех типов сегментации, описанных выше. В связи с различием между полной и частичной сегментацией, различные формы можно сгруппировать следующим образом

I. Палингенетическая (примитивная) сегментация.	1. Равная сегментация (колокольчик-гастрюла).	A. Полная сегментация (без независимой пища-желток).
	2. Неравномерная сегментация (капюшонная гастрюла).	
II. Ценогенетическая сегментация (измененная адаптацией).	3. Дискоидная сегментация (дисковидная гастрюла).	B. Частичная сегментация (с независимым елкой).
	4. Поверхностная сегментация (сферическая гастрюла).	

Самые низшие из известных нам метазоа - низшие зоофиты (губки, простые полипы и т.д.) - всю жизнь находятся на стадии развития, мало отличающейся от гастрюлы; все их тело состоит из двух слоев клеток. Это чрезвычайно важный факт. Мы видим, что человек, а также другие позвоночные быстро проходят через стадию развития, на которой они состоят из двух

слоев, точно так же, как эти низшие зоофиты на протяжении всей жизни. Если мы применим к этому вопросу наш биогенетический закон, то сразу же придем к такому важному выводу. "Человек и все другие животные, которые в процессе своего эмбрионального развития проходят через двухслойную стадию, или гастралу, должны происходить от примитивной простой стволовой формы, все тело которой состояло на протяжении всей жизни (как это происходит и сегодня у низших зоофитов) всего лишь из двух клеточных страт или зародышевых слоев". Мы будем называть эту примитивную стволовую форму, с которой мы будем иметь дело более подробно позже, *гастрэа*, то есть "примитивное кишечное животное".

Согласно этой теории гастрэа, изначально у всех многоклеточных животных был *один орган* с одинаковой структурой и функцией. Это был примитивный кишечник, и два первичных зародышевых слоя, образующих его стенку, также должны рассматриваться как идентичные у всех. Эта важная гомология или идентичность первичных зародышевых слоев доказывается, с одной стороны, тем, что гастрала первоначально формировалась одинаковым образом во всех случаях - путем изгиба бластулы; а с другой стороны, тем, что в каждом случае из зародышевых слоев возникают одни и те же фундаментальные органы. Наружный, или животный, слой, или эктодерма, всегда формирует главные органы животной жизни - кожу, нервную систему, органы чувств и т. д.; внутренний, или растительный, слой, или энтодерма, дает начало главным органам растительной жизни - органам питания, пищеварения, кровообращения и т. д.

У низших зоофитов, чье тело остается двухслойным на протяжении всей жизни, - гастрал, простейших губок (*Olynthus*) и полипов (*Hydra*) - эти две группы функций, животные и растительные, строго разделены между двумя простыми первичными слоями. На протяжении всей жизни внешний, или животный, слой служит просто оболочкой тела, обеспечивает его движение и ощущения. Внутренний, или вегетативный, слой клеток на протяжении всей жизни выполняет функцию выстилки кишечника, или питательного слоя энтеральных клеток, а также часто дает репродуктивные клетки.

Самым известным из этих "гастрэа", или "гаструлоподобных животных", является обычный пресноводный полип (*Hydra*). У этой простейшей из всех кишечнополостных, правда, есть корона из щупалец вокруг рта. Кроме того, его наружный зародышевый слой имеет некоторые особые модификации. Но это вторичные дополнения, а внутренний зародышевый слой представляет собой простой пласт клеток. В целом гидра сохранила до наших дней благодаря наследственности простое строение нашего примитивного предка - *гастры* (см. главу XIX).

У всех остальных животных, особенно позвоночных, гастрала является лишь кратковременной переходной стадией. Здесь двухслойная стадия эмбрионального развития быстро сменяется трехслойной, а затем и четырехслойной. С появлением четырех наложенных друг на друга зародышевых слоев мы вновь обретаем твердую и устойчивую точку опоры, с которой можно следовать дальше, и гораздо более сложным и запутанным путем эмбрионального развития.

КРАТКОЕ ИЗЛОЖЕНИЕ ОСНОВНЫХ РАЗЛИЧИЙ В СЕГМЕНТАЦИИ ЯЙЦЕКЛЕТКИ И ГАСТРУЛЯЦИИ ЖИВОТНЫХ.

Животные стебли обозначены буквами *a-g*: *a* Zoophyta. *b* Annelida. *c* Mollusca. *d* Echinoderma. *e* Articulata. *f* Tunicata. *g* Vertebrata.

**I.
Всего**

**I. Примитивные
Сегментация.**

a. Многие низшие зоофиты
(губки,

Сегментация.
Голобластическая
яйцеклетка.

**Гаструла без
отдельного
пищевого желтка.**
Гологаструла.

Архибластическая
яйцеклетка.

Колокольчик-гаструла
(archigastrula.)

**II. Неравные .
Сегментация.**
Амфибластические
яйцеклетки.

Капюшонная гаструла
(амфигаструла).

**II.
Частичная сегментация.**
Меробластические
яйцеклетки.

**Гаструла с
отдельным
пищевым желтком.**
Мерогаструла.

**III. Дискоид
Сегментация.**
Дисковидные яйцеклетки.

Дискоидная гаструла.

**IV. Поверхностные
Сегментация.**
Перибластические
яйцеклетки.

гидраполипы, медузы,
простейшие кораллы).
b. Многие низшие аннелиды
(сагитта, форонис,
многие нематоды и т.д.,
теребратула, аргиопа,
пизидиум).

c. Некоторые низшие
моллюски.

d. Много иглокожих.

e. Несколько нижних
членистоногих (некоторые
брахиоподы,

копеподы: Tardigrades,
pteromalina).

f. Много туникат.

g. Акрания (амфиокс).

a. Многие зоофиты (губки,
медузы,

кораллы, сифонофоры,
ктенофоры).

b. Большинство червей.

c. Большинство моллюсков.

d. Многие иглокожие
(живородящие и
некоторые другие).

e. Некоторые низшие
членистоногие (как
ракообразные
и трахейные).

f. Многие туникаты.

g. Циклостома, древнейшие
рыбы, амфибии,
млекопитающие (не считая
человека).

c. Головоногие моллюски или
каракатицы.

e. Многие членистоногие,
древесные мыши, скорпионы
и т.д.

g. Примитивные рыбы,
костные рыбы, рептилии,
птицы,

однопроходные.

e. Подавляющее
большинство членистоногих
(ракообразные,
мириаподы, арахниды,

Глава IX. ГАСТРЮЛЯЦИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ^[20]

[20] Cp. Balfour's *Manual of Comparative Embryology*, vol. ii; Theodore Morgan's *The Development of the Frog's Egg*.

Замечательные процессы гастрюляции, сегментации яйцеклетки и формирования зародышевых слоев представляют собой наиболее заметное разнообразие. На сегодняшний день только у низших позвоночных, амфиокса, наблюдается оригинальная форма этих процессов, или палингенетическая гастрюляция, которую мы рассматривали в предыдущей главе и которая завершается формированием архигастрюлы (рис. 38). У всех остальных вымерших позвоночных эти фундаментальные процессы были в большей или меньшей степени модифицированы в результате адаптации к условиям эмбрионального развития (особенно к изменениям в пищевом желтке); они демонстрируют различные ценогенетические типы формирования зародышевых слоев. Однако разные классы значительно отличаются друг от друга. Чтобы понять единство, лежащее в основе многообразных различий этих явлений, и их историческую связь, необходимо всегда иметь в виду единство позвоночного ствола. Это "филогенетическое единство", которое я разработал в своей "*Общей морфологии*" в 1866 году, теперь общепризнанно. Все беспристрастные зоологи сегодня согласны с тем, что все позвоночные, от амфиокса и рыб до обезьяны и человека, происходят от общего предка, "примитивного позвоночного". Следовательно, эмбриональные процессы, посредством которых развивается каждое отдельное позвоночное, также должны быть сведены к одному общему типу эмбрионального развития; и этот примитивный тип, несомненно, демонстрирует сегодня амфиокс.

Поэтому нашей следующей задачей должно стать сравнительное изучение различных форм гастрюляции позвоночных и проследить их развитие вплоть до гастрюляции ланцетника. В целом они делятся на две группы: более древние циклостомы, самые ранние рыбы, большинство амфибий и живородящие млекопитающие, имеют *голобластические* яйцеклетки, то есть яйцеклетки с полной, неравной сегментацией; в то время как более молодые циклостомы, большинство рыб, головоногие, рептилии, птицы и однопроходные, имеют *меробластические* яйцеклетки, или яйцеклетки с частичной дискоидной сегментацией. Однако при ближайшем рассмотрении оказывается, что эти две группы не представляют собой естественного единства и что исторические отношения между несколькими их отделами очень сложны. Чтобы правильно понять их, мы должны сначала рассмотреть различные модификации гастрюляции в этих классах. Мы можем начать с амфибий.

Наиболее подходящими и доступными объектами для изучения в этом классе являются яйца наших местных амфибий - бесхвостых лягушек и жаб, а также хвостатых саламандр. Весной их можно найти в каждом пруду, а внимательное изучение яиц с помощью линзы позволяет увидеть хотя бы внешние признаки сегментации. Чтобы правильно понять весь процесс и проследить за формированием зародышевых слоев и гастрюлы, яйцеклетки лягушки и саламандры нужно тщательно затвердеть, затем из затвердевших яйцеклеток с помощью микротомы сделать тончайшие срезы и очень внимательно сравнить их под мощным микроскопом.

Яйцеклетки лягушки или жабы имеют шаровидную форму, около двенадцати дюймов в диаметре, и собраны в желеобразные массы, которые в случае лягушки слипаются, а в случае жабы образуют длинные нити. При внимательном рассмотрении непрозрачных, серых, коричневых или черноватых яйцеклеток обнаруживается, что верхняя половина темнее нижней. Середина верхней половины у многих видов черная, а середина нижней - белая.^[21] Таким образом, мы получаем определенную ось яйцеклетки с двумя полюсами. Чтобы дать четкое представление о сегментации яйцеклетки, лучше всего сравнить ее с глобусом, на поверхности которого отмечены различные параллели долготы и широты. Поверхностные разделительные линии между различными клетками, возникающие в результате многократной сегментации яйцеклетки, выглядят на поверхности как глубокие борозды, поэтому весь процесс получил название фуркации. Однако на самом деле это "бороздообразование", которое раньше считалось очень загадочным процессом, есть не что иное, как привычная, повторяющаяся сегментация клеток. Следовательно, и клетки-сегментаторы, возникающие в результате этого процесса, являются настоящими клетками.

[21] Окраска яиц амфибий обусловлена накоплением темно-красящего вещества на анимальном полюсе яйцеклетки. Вследствие этого животные клетки эктодермы темнее растительных клеток энтодермы. В случае большинства животных мы видим обратную картину: протоплазма клеток энтодермы обычно темнее и крупнозернистее.

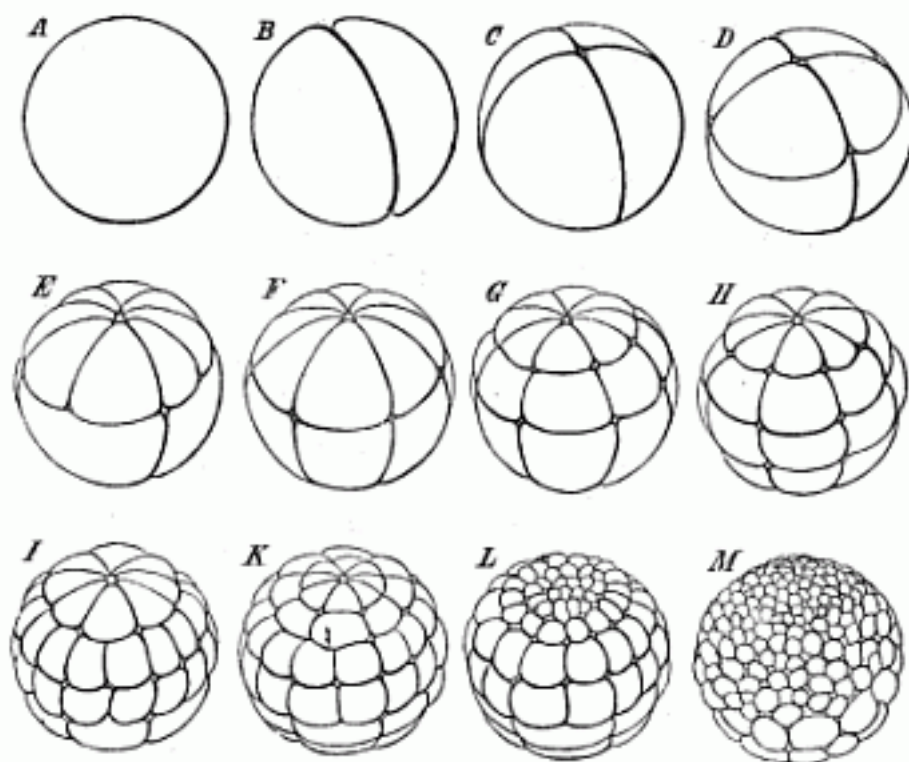


Рис. 40 - **Расщепление яйцеклетки лягушки** (увеличение). *A* стволовая клетка. *B* первые две сегментные клетки. *C* четыре клетки. *D* восемь клеток (4 животных и 4 вегетативных). *E* двенадцать клеток (8 животных и 4 вегетативных). *F* шестнадцать клеток (8 животных и 8 вегетативных). *G* двадцать четыре клетки (16 животных и 8 вегетативных). *H* тридцать две клетки. *I* сорок восемь клеток. *K* шестьдесят четыре клетки. *L* девяносто шесть клеток. *M* 160 клеток (128 животных и 32 вегетативных).

Неравная сегментация, которую мы наблюдаем в яйцеклетке амфибий, имеет особенность начинаться с верхнего и более темного полюса (северный полюс земного шара на нашей иллюстрации) и медленно продвигаться к нижнему и более светлому полюсу (южный полюс).

Кроме того, верхнее и более темное полушарие остается в таком положении на протяжении всего процесса сегментации, и его клетки размножаются гораздо быстрее. Поэтому клетки нижнего полушария оказываются более крупными и менее многочисленными. Расщепление стволовой клетки (рис. 40 А) начинается с формирования полной борозды, которая начинается от северного полюса и тянется к южному (В). Через час точно так же возникает вторая борозда, которая рассекает первую под прямым углом (рис. 40 С). Таким образом, яйцеклетка делится на четыре равные части. Каждая из этих четырех "клеток сегментации" имеет верхнюю, более темную, и нижнюю, более светлую половину. Через несколько часов появляется третья борозда, расположенная вертикально по отношению к первым двум (рис. 40 D). Теперь шаровидный зародыш состоит из восьми клеток: четырех меньших сверху (северных) и четырех больших снизу (южных). Затем каждая из четырех верхних клеток делится на две половины путем расщепления, начинающегося с северного полюса, так что теперь у нас восемь клеток вверху и четыре внизу (рис. 40 E). Позже четыре новых продольных деления постепенно распространяются на нижние клетки, и их число возрастает с двенадцати до шестнадцати (F). Затем появляется вторая круговая борозда, параллельная первой и расположенная ближе к северному полюсу, так что мы можем сравнить ее с северным полярным кругом. Таким образом, мы получаем двадцать четыре сегментные ячейки - шестнадцать верхних, более мелких и темных, и восемь мелких и более светлых внизу (G). Вскоре, однако, последние также делятся на шестнадцать: появляется третий "меридиан широты", на этот раз в южном полушарии: в общей сложности получается тридцать две ячейки (H). Затем на северном полюсе образуются восемь новых продольных линий, которые делят между собой сначала темные клетки, расположенные выше, а затем более светлые южные клетки и, наконец, достигают южного полюса. Таким образом, мы получаем последовательно сорок, сорок восемь, пятьдесят шесть и, наконец, шестьдесят четыре клетки (I, K). При этом оба полушария все больше и больше отличаются друг от друга. В то время как вялое нижнее полушарие долгое время остается с тридцатью двумя клетками, живое северное полушарие быстро подразделяется дважды, производя сначала шестьдесят четыре, а затем 128 клеток (L, M). Таким образом, мы достигаем стадии, когда на поверхности яйцеклетки можно насчитать 128 мелких клеток в верхней половине и тридцать две крупные в нижней, или 160 в целом. Различие двух половин увеличивается: в то время как северная распадается на большое количество мелких клеток, южная состоит из гораздо меньшего числа крупных клеток. Наконец, темные клетки верхней половины разрастаются почти по всей поверхности яйцеклетки, оставляя лишь небольшое круглое пятно

на южном полюсе, где видны крупные и прозрачные клетки нижней половины. Эта белая область на южном полюсе соответствует, как мы увидим далее, примитивному устью гастролы. Вся масса внутренних, более крупных и светлых клеток (включая белую полярную область) относится к энтодерме или вентральному слою. Наружная оболочка из темных мелких клеток образует эктодерму, или кожный слой.

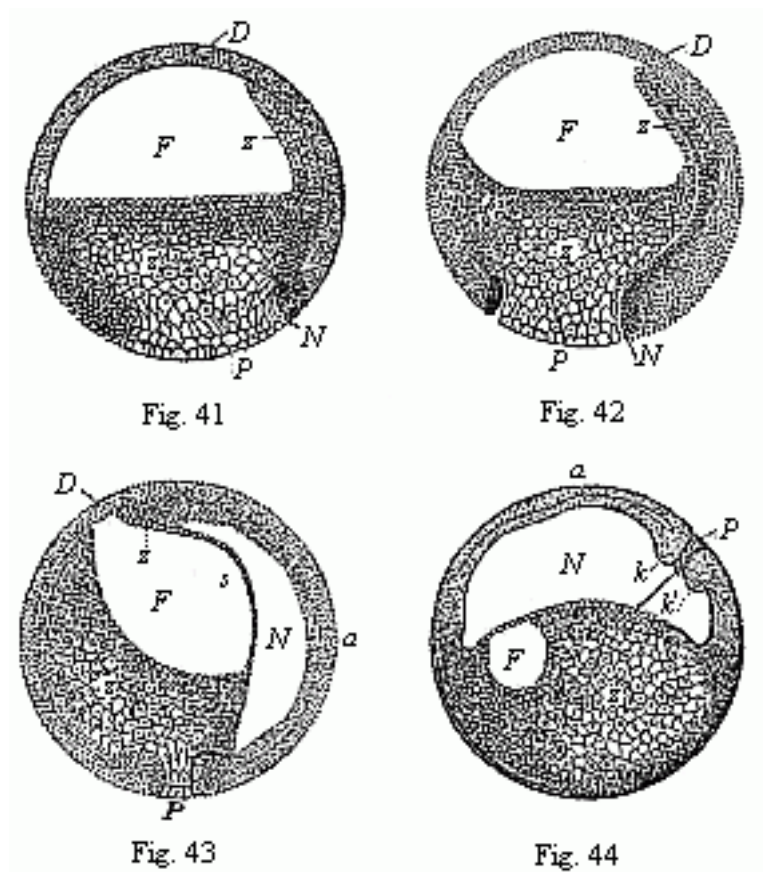


Рис. 41-44 - Четыре **вертикальных среза оплодотворенной яйцеклетки жабы** на четырех последовательных стадиях развития. Буквы имеют одинаковое значение: *F* сегментационная полость. *D* оболочка (*D* дорсальная половина эмбриона, *P* вентральная половина). *P* желточник-столбик (белое круглое поле на нижнем полюсе). *z* Желточные клетки энтодермы ("железистый эмбрион" Ремака). *N* примитивная кишечная полость (прогастер или русконская алиментарная полость). Примитивный рот (prostoma) закрывается желточной пробкой, *P*. *s* Перегородка между примитивной кишечной полостью (*N*) и сегментационной полостью (*F*). *k k'*, участок большой круглой губной границы примитивного рта (русконского ануса). Линия точек между *k* и *k'* указывает на более раннее соединение желточной пробки (*P*) с центральной массой желточных клеток (*Z*). На рис. 44 яйцеклетка повернута на 90°, так что задняя часть эмбриона находится вверху, а брюшная - внизу. (Из *Стрикера*.)

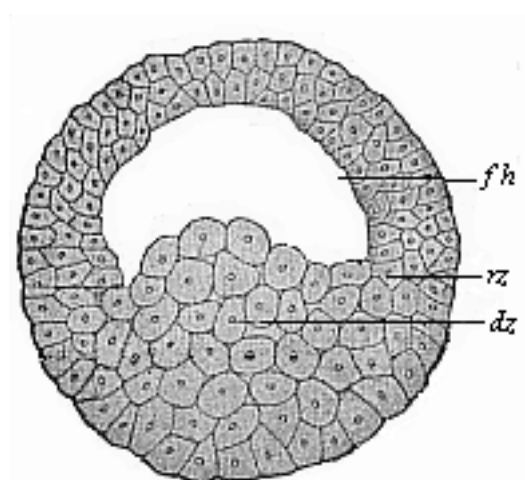


Рис. 45. Бластула **водной саламандры** (*Triton*). *fh* сегментационная полость, *dz* желточные клетки, *rz* пограничная зона. (Из *Гертвига*.)

Тем временем внутри шаровидного тела образуется большая полость, заполненная жидкостью, - сегментационная полость или эмбриональная полость (*бластоцель*, рис. 41-44 *F*). По мере расщепления она значительно расширяется и впоследствии приобретает почти полукруглую форму (рис. 41 *F*). Теперь эмбрион лягушки представляет собой модифицированную эмбриональную везикулу, или *бластулу*, с полой животной и твердой вегетативной половинами.

Теперь в результате процесса складывания на нижнем полюсе и отпадения друг от друга белых клеток энтодермы возникает вторая, более узкая, но длинная полость (рис. 41-44 *N*). Это примитивная кишечная полость или желудочная полость гастролы, прогастера или архентерона. Впервые она была замечена Рускони в яйцеклетке амфибий и так и называется - Русконская полость. Причина ее своеобразной узости в том, что здесь она по большей части заполнена желточными клетками энтодермы. Они также закрывают все широкое отверстие примитивного рта и образуют так называемую "желточную пробку", которая свободно видна в белом круглом пятне на южном полюсе (*P*). Вокруг нее эктодерма гораздо толще и образует границу примитивного рта, самую важную часть зародыша (рис. 44 *k, k'*). Вскоре примитивная кишечная полость растягивается все дальше и дальше за счет сегментационной полости (*F*), пока, наконец, последняя не исчезает совсем. Эти две полости разделяет лишь тонкая перегородка (рис. 43 *c*). С образованием примитивной кишки наш лягушачий эмбрион достиг стадии гастролы, хотя ясно, что эта кеногенетическая гастрола амфибий сильно отличается от настоящей палингенетической гастролы, которую мы рассматривали (рис. 30-36).

В росте этой капюшонной гастролы мы не можем резко разграничить различные стадии, которые мы последовательно выделяем в колокольчиковой гастрале как морулу и гастроулу. Тем не менее, нетрудно свести все ценогенетическое или нарушенное развитие этой амфигастролы к истинному палингенетическому формированию архигастролы амфиокса.

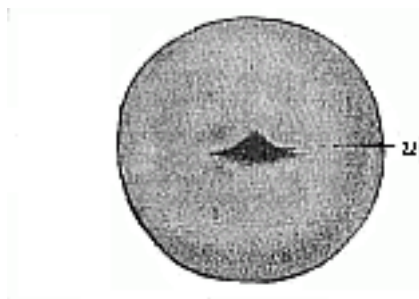


Рис. 46-Эмбриональная **везикула тритона** (*бластула*), вид снаружи, с поперечной складкой примитивного рта (*u*). (Из *Гертвига*.)

Эта редукция становится проще, если после рассмотрения гастрюляции бесхвостых амфибий (лягушек и жаб) мы на мгновение взглянем на гастрюляцию хвостатых амфибий, саламандр. У некоторых из них, которые только недавно были тщательно изучены и являются филогенетически более древними, процесс гораздо проще и понятнее, чем у первых и более известных. Наша обыкновенная водная саламандра (*Triton taeniatus*) - особенно хороший объект для наблюдения. Ее питательный желток гораздо меньше, а формирующий желток менее замутнен черными пигментными клетками, чем у лягушки, а гастрюляция лучше сохранила первоначальный палингенетический характер. Впервые она была описана Скоттом и Осборном (1879), а Оскар Гертвиг особенно тщательно изучил ее (1881) и справедливо указал на ее огромное значение для понимания развития позвоночных. Его шаровидная бластула (рис. 45) состоит из рыхло скопленных, наполненных желтком энтодермических клеток или желточных клеток (*dz*) в нижней растительной половине;

верхняя, животная половина включает полусферическую сегментационную полость (*fh*), изогнутая крыша которой образована из двух или трех пластов мелких эктодермических клеток. В месте перехода последних в первые (на экваторе шаровидного пузырька) находится пограничная зона (*rz*). Складывание, приводящее к формированию гастрюлы, происходит в месте этой пограничной зоны - примитивном устье (рис. 46 *u*).

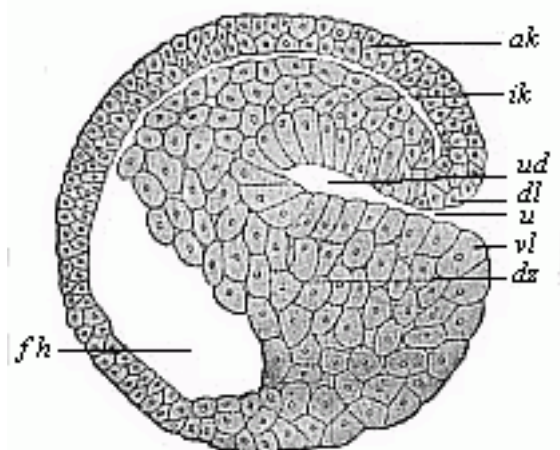


Рис. 47 - Сагиттальный **разрез капюшонного эмбриона (*depula*) тритона** (бластула в начале гастрюляции). *ak* наружный зародышевый слой, *ik* внутренний зародышевый слой, *fh* сегментационная полость, *ud* примитивная кишка, *u* примитивный рот, *dl* и *vl* дорсальная и вентральная губы рта, *dz* желточные клетки. (Из Гертвига.)

Неравная сегментация происходит у некоторых циклостомовых и у древнейших рыб точно так же, как и у большинства амфибий. Среди циклостомы ("кругломордых") особенно интересны знакомые нам миноги. По организации и развитию они находятся на полпути между акранией (ланцетником) и низшими настоящими рыбами (*Selachii*); поэтому в 1886 году я отделил группу циклостомы от настоящих рыб, с которыми они раньше ассоциировались, и сформировал из них особый класс позвоночных. Сегментация яйцеклетки у нашей обыкновенной речной лампреи (*Petromyzon fluviatilis*) была описана Максом Шульце в 1856 году, а затем Скоттом (1882) и Гетте (1890).

Неравномерная полная сегментация происходит по той же схеме у самых древних рыб, селяхий и ганоидов, которые непосредственно произошли от циклостомы. Примитивные рыбы (*Selachii*), которых мы должны рассматривать как предков настоящих рыб, до недавнего времени считались дископлавничными. Только в начале двадцатого века Бэшфорд Дин сделал в Японии важное открытие: одна из древнейших ныне живущих рыб типа акулы (*Cestracion japonicus*) имеет такую же полную неравную сегментацию, как и амфибластические пластинчатожаберные рыбы (*ganoides*).^[22] Это особенно интересно в связи с нашей темой, потому что немногие оставшиеся в живых представители этого отдела, который был так многочислен в палеозойские времена, демонстрируют три различных типа гастрюляции.

[22] Bashford Dean, *Holoblastic Cleavage in the Egg of a Shark, Cestracion japonicus Macleay. Annotationes zoologicae japonenses*, vol. iv, Tokio, 1901.

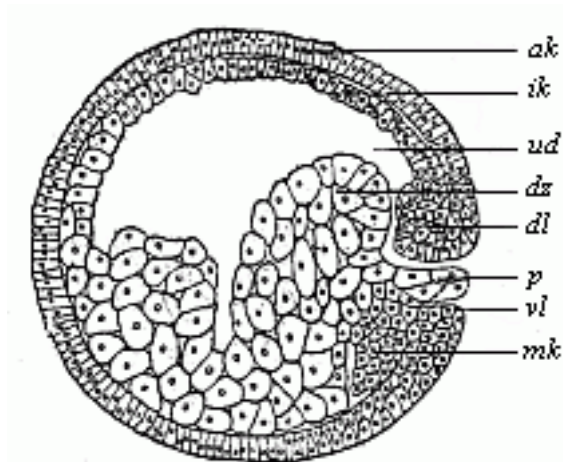


Рис. 48 - Сагиттальный **разрез гастролы водной саламандры (Triton)**. (Из Гертвига.) Буквы как на рис. 47; за *исключением*-р желточник, *mk* начало среднего зародышевого слоя).

Самыми древними и консервативными формами современных ганоидов являются чешуйчатые осетры (Sturiones), пластинчатые рыбы, имеющие большое эволюционное значение, яйца которых употребляются в пищу как икра; их расщепление по существу не отличается от расщепления миног и амфибий. С другой стороны, самая современная из пластинчатых рыб, красиво покрытая чешуей костлявая щука из рек Северной Америки (Lepidosteus), приближается к костным рыбам и является дискобластом, как и они. Третий род (Amia) занимает среднее положение между осетровыми и последними.

Группа легочных рыб (*Dipneusta* или *Dipnoi*) тесно связана с более древними ганоидами. По своей организации они занимают среднее положение между жабродышащими рыбами и легочнодышащими амфибиями; с первыми их объединяет форма тела и конечностей, а со вторыми - форма сердца и легких. Из более древних дипноидов (*Paladipneusta*) мы имеем сейчас только один экземпляр, замечательный *Ceratodus* из Восточной Австралии; его амфибластическая гастрюляция была недавно объяснена Ричардом Семоном (см. главу XXI). У двух современных дипнеустов, из которых *Protopterus* найден в Африке, а *Lepidosiren* в Америке, гастрюляция существенно не отличается. (Ср. рис. 51.)

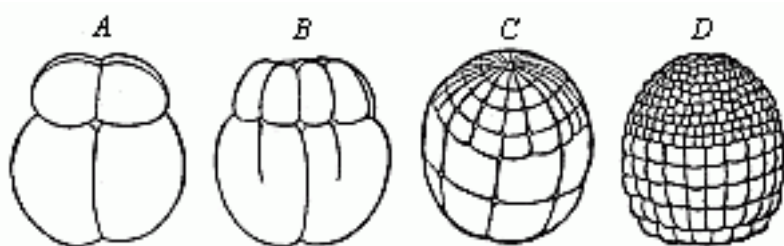


Рис. 49 - Сегментация яйцевода **миноги (Petromyzon fluviatilis)** на четырех последовательных стадиях. Мелкие клетки верхнего (животного) полушария делятся гораздо быстрее, чем клетки нижнего (растительного) полушария.

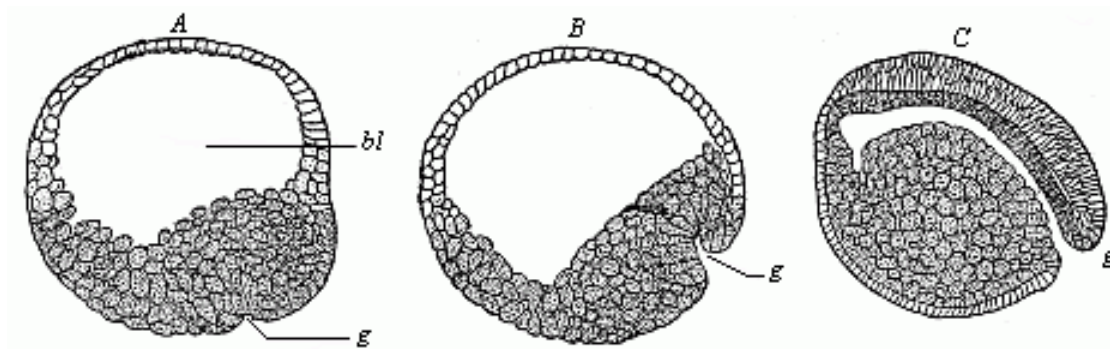


Рис. 50-Гастрюляция **миноги** (*Petromyzon fluviatilis*). А бластула, с широкой эмбриональной полостью (бластоцель, *bl*), *g* зарождающаяся инвагинация. В депула, с развитой инвагинацией, с примитивным ртом (*g*). С гастрюла, с полным примитивным кишечником: эмбриональная полость почти исчезла в результате инвагинации.

Все эти земноводные позвоночные, *Petromyzon* и *Cestracion*, *Accipenser* и *Ceratodus*, а также саламандры и батраки, принадлежат к старым, консервативным группам нашего ствола. Их неравномерная сегментация яйцеклетки и гастрюляция имеют много особенностей в деталях, но всегда могут быть сравнительно легко сведены к первоначальному расщеплению и гастрюляции самого низкого позвоночного, амфиокса; а это, как мы видели, мало чем отличается от очень простой архигастрюлы *Sagitta* и *Monoxenia* (см. рис. 29-36). Все эти и многие другие классы животных в целом сходятся в том, что при сегментации их яйцеклетка делится на большое количество клеток путем многократного расщепления. Все такие яйцеклетки были названы, вслед за Ремаком, "цельноклеточными" (*holoblasta*), поскольку их деление на клетки является полным или тотальным.

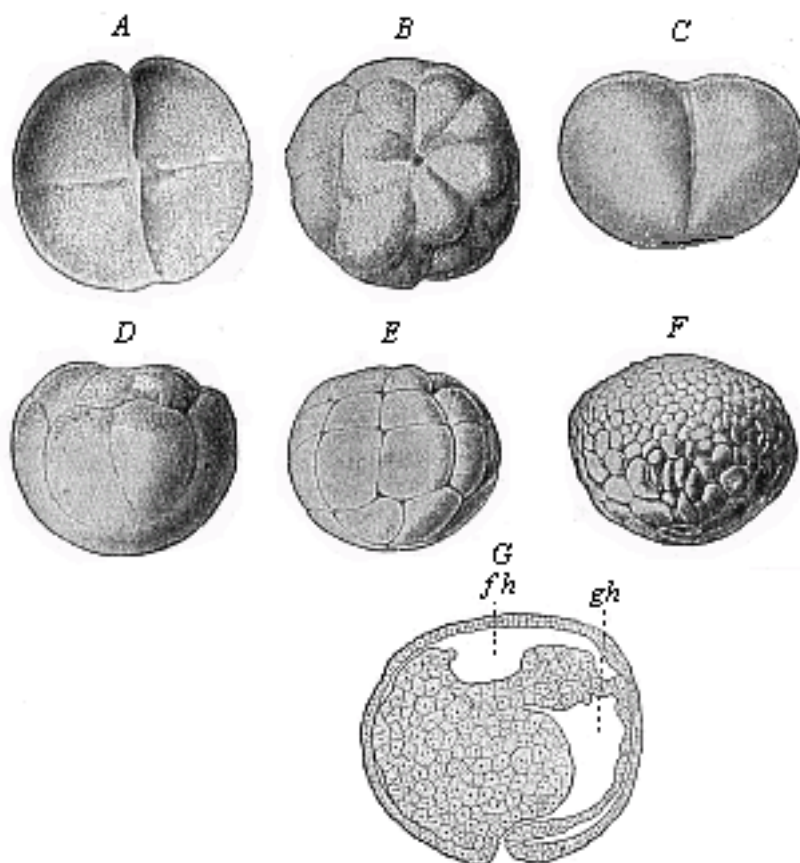


Рис. 51-Гастроуляция **цератодуса** (по Семону). *A* и *C* - стадии с четырьмя клетками, *B* и *D* - с шестнадцатью клетками. *A* и *B* видны сверху, *C* и *D* - сбоку. *E* стадия с тридцатью двумя клетками; *F* бластула; *G* гастрюла в продольном разрезе. *fh* сегментация-полость. *gh* примитивная кишка или желудочная полость.

Во многих других классах животных это не так, как у птиц, рептилий и большинства рыб; у насекомых, большинства пауков и крабов (у членистоногих); у головоногих (у моллюсков). У всех этих животных зрелая яйцеклетка и стволовая клетка, возникающая из нее при оплодотворении, состоят из двух разных и отдельных частей, которые мы назвали формирующим желтком и питательным желтком. Только формирующий желток состоит из живой протоплазмы и является активной, эволюционной и ядродержащей частью яйцеклетки; только он делится на сегменты и производит многочисленные клетки, составляющие эмбрион. С другой стороны, питательный желток - это всего лишь пассивная часть содержимого яйцеклетки, подчиненный элемент, содержащий питательный материал (альбумин, жир и т. д.) и представляющий собой в некотором смысле провизорный магазин развивающегося зародыша. Последний берет из этого запаса определенное количество пищи и в конце концов потребляет ее всю. Поэтому питательный желток имеет большое косвенное значение в эмбриональном развитии, хотя и не принимает в нем непосредственного участия. Он либо вообще не делится, либо делится только позже, и, как правило, не состоит из клеток. Она иногда большая, иногда маленькая, но обычно во много раз больше, чем формирующая желток, и поэтому, что раньше она считалась более важной из двух. Поскольку значение этих двух частей яйцеклетки часто описывается неверно, следует помнить, что питательный желток - это лишь вторичное дополнение к первичной клетке, это внутренняя оболочка, а не внешний придаток. Все яйцеклетки, имеющие этот независимый питательный желток, называются, по Ремаку, "частично расщепляющимися" (*meroblasta*). Их сегментация неполная или частичная.

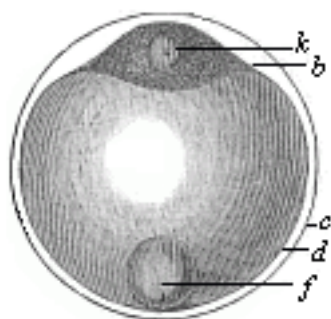


Рис. 52 - Яйцеклетка **глубоководной костистой рыбы**. *b* протоплазма стволовой клетки, *k* ядро той же клетки, *d* прозрачная глобула альбумина, питательная желчь, *f* жировая глобула той же клетки, *c* наружная мембрана яйцеклетки, или оволемма).

На пути к пониманию этой частичной сегментации и возникающей из нее гастрюлы стоит множество трудностей. Лишь недавно нам удалось с помощью сравнительных исследований преодолеть эти трудности и свести эту ценогенетическую форму гастрюляции к исходному палингенетическому типу. Это сравнительно легко сделать на маленьких меробластических яйцеклетках, которые содержат мало питательного желтка - например, на морских яйцеклетках костистой рыбы, развитие которых я наблюдал в 1875 году в Аяччо на Корсике. Я обнаружил их соединенными в комочки желе, плавающие на поверхности моря; поскольку маленькие яйцеклетки были совершенно прозрачными, я мог легко проследить за развитием зародыша шаг за шагом. Эти яйцеклетки представляют собой блестящие и бесцветные шарики размером чуть больше 50 сантиметров. Внутри бесструктурной, тонкой, но прочной

мембраны (*оволеммы*, рис. 52 с) находится большая, совершенно чистая и прозрачная глобула альбумина (*d*). На обоих полюсах своей оси эта глобула имеет углубление, напоминающее ямку. В ямке на верхнем, анимальном полюсе (который у плавающей яйцеклетки обращен вниз) находится двояковыпуклая линза, состоящая из протоплазмы и заключающая в себе ядро (*k*); это и есть формирующая желток стволовая клетка, или зародышевый диск (*b*). Маленькая жировая глобула (*f*) и большая альбуминовая глобула (*d*) вместе образуют питательный желток. Расщеплению подвергается только формирующая желток, питательная желток сначала вообще не делится.

Сегментация линзовидного формирующего желтка (*b*) происходит совершенно независимо от питательного желтка, причем в идеальном геометрическом порядке.

Когда тутовое скопление клеток сформировано, пограничные клетки хрусталика отделяются от остальных и перемещаются в желток и пограничный слой. Из него развивается бластула; правильная двояковыпуклая линза превращается в диск, похожий на часовое стекло, с толстыми границами. Он лежит на верхней и менее изогнутой полярной поверхности питательного желтка, как часовое стекло на желтке. Между наружным слоем и границей скапливается жидкость, и образуется сегментационная полость. Гастрола формируется путем инвагинации, или своеобразного разворачивания края бластодермы. При этом сегментационная полость исчезает.

Пространство под энтодермой соответствует примитивной кишечной полости и заполняется убывающей пищей - желтком (*n*). Таким образом, формирование гастролы нашей рыбы завершено. В отличие от двух основных форм гастролы, рассмотренных нами ранее, этому третьему основному типу мы даем название дисковидной гастролы (*discogastrula*, рис. 54).

Очень похожа на дисковидную гастроу костных рыб гастрола миксиноидов, замечательных цикlostомов, паразитически живущих в полости тела рыб и отличающихся несколькими примечательными особенностями от своих ближайших родственников - миног. В то время как яйцеклетки последних малы и развиваются подобно яйцеклеткам амфибий, огуречные яйцеклетки миксин достигают в длину около дюйма и образуют дисковидную гастроу. До настоящего времени она наблюдалась только у одного вида (*Bdellostoma Stouti*), исследованного Дином и Дофлейном (1898).

Очевидно, что важные черты, отличающие дисковидную гастроу от других рассмотренных нами основных форм, определяются большим пищевым желтком. Он не принимает непосредственного участия в построении зародышевых слоев, а полностью заполняет примитивную кишечную полость гастролы, выступая даже в ротовое отверстие. Если представить себе, что первоначальная колоколовидная гастроу (рис. 30-36) пытается проглотить шар пищи, который намного больше ее самой, то при попытке проглотить его она расправится вокруг него в дисковидной форме, как мы и видим здесь (рис. 54). Таким образом, мы можем вывести дисковидную гастроу из первоначальной колоколовидной гастролы через промежуточную стадию капюшонной гастролы. Она возникла в результате накопления запасов пищи на вегетативном полюсе, при этом "питательный желток" формируется в отличие от "формирующего желтка". Тем не менее, гастроу здесь, как и в предыдущих случаях, образуется путем складывания или инвагинации бластулы. Таким образом, мы можем свести эту ценогенетическую форму дискоидной сегментации к палингенетической форме примитивного расщепления.

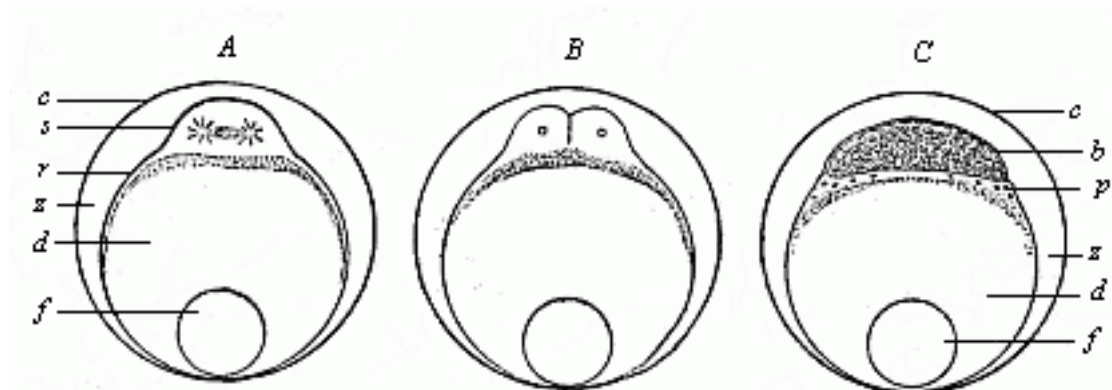


Рис. 53 - Сегментация яйцеклетки **костистой рыбы**. А первое расщепление стволовой клетки (*цитолы*), В разделение ее на четыре сегментационные клетки (видны только две), С зародышевый диск делится на бластодерму (*b*) и перибласт (*p*). *d* питательный желток, *f* жировая глобула, *с* оолема, *z* пространство между оолеммой и яйцеклеткой, заполненное прозрачной жидкостью).

Эта редукция довольно проста и уверена в случае маленькой яйцеклетки нашей глубоководной костной рыбы, но она становится трудной и неопределенной в случае крупных яйцеклеток, которые мы находим у большинства других рыб, а также у всех рептилий и птиц. В этих случаях пища-желток, во-первых, сравнительно колоссальна, образующая желток почти не видна рядом с ней; и, во-вторых, пища-желток содержит множество различных элементов, которые известны как "желток-гранулы, желток-глобулы, желток-пластинки, желток-чешуйки, желток-везикулы" и так далее. Часто эти определенные элементы в желтке описываются как настоящие клетки, и ошибочно утверждается, что часть эмбрионального тела построена из этих клеток. Это ни в коем случае не так. В каждом случае, каким бы большим он ни был, и даже когда клеточные ядра перемещаются в него во время расщепления границы, питательный желток остается мертвым скоплением пищи, которая попадает в кишечник во время эмбрионального развития и потребляется зародышем. Последний развивается исключительно из живого формирующего желтка стволовой клетки. Это в равной степени относится и к яйцеклеткам наших мелких костных рыб, и к колоссальным яйцеклеткам примитивных рыб, рептилий и птиц.

Гастрюляция примитивных рыб или селяхий (акул и скатов) была тщательно изучена в последние годы Рюккертом, Раблем и Х.Э. Циглером, в частности, и очень важна в том смысле, что эта группа является самой древней среди ныне живущих рыб, и их гастрюляция может быть выведена непосредственно из циклостомы путем накопления большого количества пищевого желтка. У самых древних акул (*Cestracion*) неравная сегментация, унаследованная от циклостомы, сохранилась до сих пор. Но если в этом случае, как и у амфибий, маленькая яйцеклетка полностью делится на сегментированные клетки, то у подавляющего большинства селяхий (или *эласмобранхий*) это уже не так. В них сократительная способность активной протоплазмы уже недостаточна для того, чтобы огромная масса пассивной дейтоплазмы полностью разделилась на клетки; это возможно только в верхней или дорсальной части, но не в нижней или вентральной. Поэтому у примитивных рыб мы находим бластулу с небольшой эксцентрической сегментационной полостью (рис. 55 б), стенка которой сильно варьирует по составу. Круговая граница зародышевого диска, соединяющая крышу и дно сегментационной полости, соответствует пограничной зоне на экваторе яйцеклетки амфибий. В середине ее задней границы находится начало инвагинации примитивной кишки (рис. 56 уд); она постепенно расширяется от этого места (которое соответствует русконскому анусу амфибий) вперед и

вокруг, так что примитивный рот становится сначала серповидным, а затем круглым и, раскрываясь шире, окружает шар более крупного пищевого желтка.

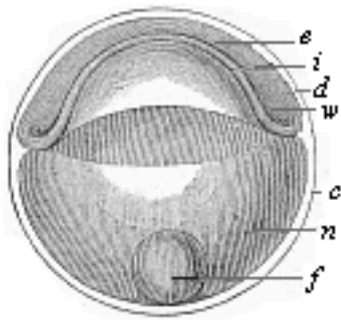


Рис. 54 - Дискovidная **гастроула** (*дискогастроула*) **костистой рыбы**. *e* эктодерма, *i* энтодерма, *w* погранично-расширяющийся или примитивный рот, *n* альбуминовая глобула питательного желтка, *f* жировая глобула того же, *c* наружная мембрана (оволемма), *d* перегородка между энтодермой и эктодермой (ранее сегментационная полость).

Существенно отличается от широкомордой дискovidной гастроулы большинства селяхий узкомордая дискovidная гастроула (или *эпигастроула*) амниот, рептилий, птиц и однопроходных; между ними, как промежуточная стадия, находится *амфигастроула* амфибий. Последняя развилась из амфигастроулы ганоидов и диплодоков, в то время как дискovidная гастроула амниот была развита из гастроулы амфибий путем добавления пищевого желтка. Это изменение гастрюляции до сих пор встречается у замечательных офиур (*Gymnophiona*, *Scoecilia* или *Peromela*), змееподобных амфибий, которые живут во влажной почве в тропиках и во многих отношениях представляют собой переход от жабродышащих амфибий к легочным рептилиям. Их эмбриональное развитие было объяснено прекрасными исследованиями братьев Сарасин по *Ichthyophis glutinosa* на Цейлоне (1887), а также Августа Брауэра по *Hypogeophis rostrata* на Сейшельских островах (1897). Только их историческое и сравнительное изучение поможет нам понять сложную и непонятную гастрюляцию амниот.

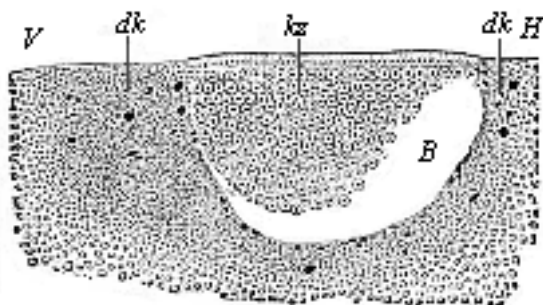


Рис. 55 - Продольный **разрез бластулы акулы** (*Pristiuris*). (Из Рюккерма.) (Если смотреть слева; справа - задний конец, *H*, слева - передний конец, *V*.) *B* сегментация-полость, *kz* клетки зародышевой мембраны, *dk* желточные ядра.

Птичье яйцо особенно важно для нашей цели, потому что большинство главных исследований развития позвоночных основано на наблюдениях за куриным яйцом во время вылупления. Яйцеклетку млекопитающих гораздо сложнее получить и изучить, и по этой практической и очевидной причине ее очень редко тщательно исследуют. Но мы можем получить куриные яйца в любом количестве и в любое время, и, с помощью искусственной инкубации, проследить за развитием эмбриона шаг за шагом. Птичье яйцо значительно

отличается по размеру от крошечной яйцеклетки млекопитающих: внутри первоначального желтка или протоплазмы яйцеклетки накапливается большое количество пищевого желтка. Это и есть тот желтый шарик, который мы обычно называем желтком яйца. Чтобы правильно понять птичье яйцо - ведь его очень часто объясняют совершенно неправильно, - мы должны изучить его в его первоначальном состоянии и проследить за ним с самого начала его развития в птичьем яичнике. Тогда мы увидим, что первоначальная яйцеклетка представляет собой довольно маленькую, голую и простую клетку с ядром, не отличающуюся ни по размеру, ни по форме от первоначальной яйцеклетки млекопитающих и других животных (см. рис. 13 Е). Как и у всех краниотов (животных с черепом), первоначальная или примитивная яйцеклетка (*протовум*) покрыта сплошным слоем мелких клеток. Эта мембрана и есть фолликул, из которого впоследствии выходит яйцеклетка. Непосредственно под ней находится бесструктурная желточная мембрана, выделяемая из желтка.

Маленькая примитивная яйцеклетка птицы очень рано начинает вбирать в себя через желточную мембрану некоторое количество пищевых веществ и перерабатывать их в "желток". Таким образом, яйцеклетка переходит на вторую стадию (метоволум), которая во много раз больше первой, но все еще представляет собой лишь одну увеличенную клетку. Благодаря накоплению запасов желтка внутри шара протоплазмы содержащееся в нем ядро (зародышевый пузырек) вытесняется на поверхность шара. Здесь оно окружено небольшим количеством протоплазмы и вместе с ней образует линзовидную формативную желточку (рис. 15 б). На желтом желточном шаре в определенной точке поверхности можно увидеть небольшое круглое белое пятно - "протектор" (*cicatricula*). От этого места к середине желтого желточного шара идет нитевидный столбик белого питательного желтка (*г*), который не содержит желтых желточных гранул и мягче желтого пищевого желтка, и образует там небольшую центральную глобулу белого желтка (рис. 15 д). Весь этот белый желток не отделяется резко от желтого желтка, который в вареном яйце имеет легкий след концентрических слоев (рис. 15 в). В курином яйце, когда мы разбиваем скорлупу и достаем желток, мы также обнаруживаем на его поверхности круглый маленький белый диск, который соответствует протектору. Но этот маленький белый "зародышевый диск" теперь более развит, и на самом деле является гастролой птенца. Тело птенца формируется только из нее. Вся бело-желтая желточная масса не имеет никакого значения для формирования зародыша, она просто используется развивающимся птенцом в качестве пищи. Прозрачная, блестящая масса альбумина, которая окружает желток птичьего яйца, а также твердая меловая скорлупа образуются только в яйцевом окружении оплодотворенной яйцеклетки.

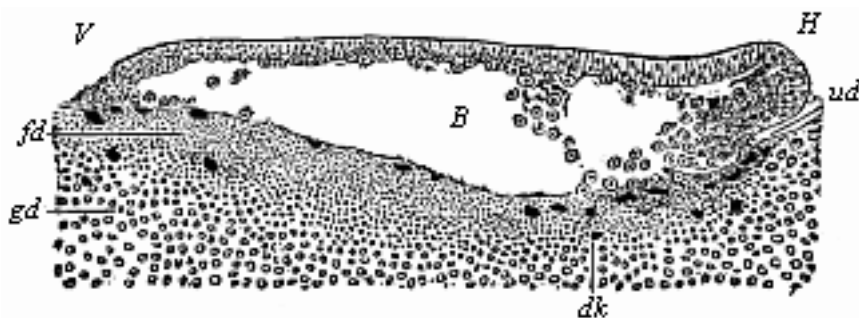


Рис. 56 - Продольный **разрез бластулы акулы (*Pristiurus*)** в начале гастрюляции. (Из *Рюккерта*.) (Если смотреть слева.) *V* передний конец, *H* задний конец, *B* сегментационная полость, *ud* первый след примитивного кишечника, *dk* желточные ядра, *fd* мелкозернистый желток, *gd* крупнозернистый желток.

Когда оплодотворение яйцеклетки птицы произошло в материнском организме, в линзовидной стволовой клетке мы обнаруживаем прогресс плоской, дисковидной

сегментации (рис. 57). Сначала из яйцеклетки образуются две равные сегментные клетки (А). Они делятся на четыре (В), затем на восемь, шестнадцать (С), тридцать две, шестьдесят четыре и так далее. Расщеплению клеток всегда предшествует деление их ядер. Поверхности расщепления между сегментоядерными клетками появляются на свободной поверхности протектора в виде расщелин. Первые две расщелины расположены вертикально друг к другу, в виде креста (В). Затем появляются еще две расщелины, которые перерезают первую под углом в сорок пять градусов. Протектор, который таким образом становится зародышевым диском, теперь имеет вид восьмилучевой звезды. Затем происходит круговое расщепление вокруг середины, и восемь треугольных клеток делятся на шестнадцать, из которых восемь находятся в середине и восемь распределены вокруг (С). Затем круговые расщепления и радиальные расщепления, направленные к центру, чередуются более или менее нерегулярно (D, E). У большинства амниот формирование концентрических и радиальных расщелин с самого начала происходит неравномерно, так же как и в курином яйце. Но конечным результатом процесса расщепления снова становится образование большого количества мелких клеток одинаковой природы. Как и в случае с рыбьей яйцеклеткой, эти сегментирующие клетки образуют круглый, линзовидный диск, который соответствует моруле и находится в небольшом углублении белого желтка. Между линзовидным диском клеток морулы и лежащим под ним белым желтком теперь образуется небольшая полость, в которой скапливается жидкость, как у рыб. Таким образом, мы получаем своеобразную и нелегко узнаваемую бластулу птицы (рис. 58). Небольшая сегментационная полость (*fh*) очень плоская и сильно сжата. Верхняя, или дорсальная, стенка (*dw*) образована одним слоем прозрачных, четко разделенных клеток; это соответствует верхней, или животной, полусфере тритонной бластулы (рис. 45). Нижняя, или вентральная, стенка плоского разделительного пространства (*vw*) состоит из более крупных и темных сегментоядерных клеток; она соответствует нижней, или растительной, полусфере бластулы водной саламандры (рис. 45 *dz*). Ядра желточных клеток, которых в данном случае особенно много у края линзовидной бластулы, перемещаются в белую желточку, увеличиваются за счет расщепления и даже способствуют дальнейшему росту зародышевого диска, снабжая его питанием.

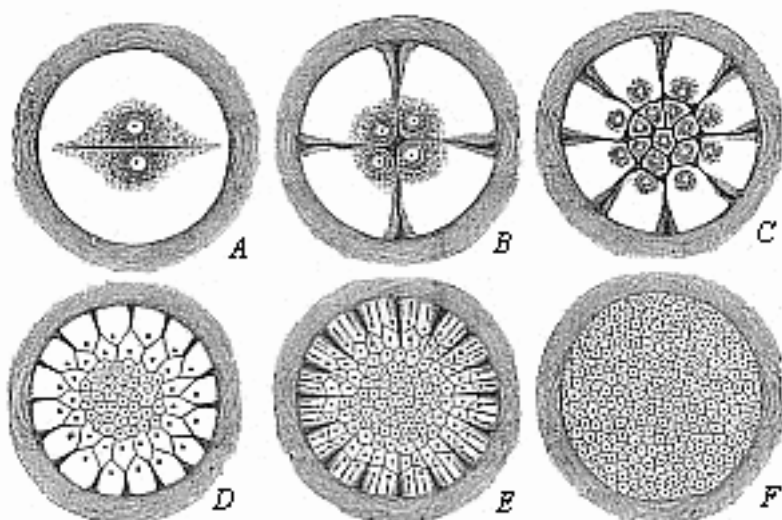


Рис. 57 - Диаграмма **дискоидной сегментации в яйцеклетке птицы** (увеличено). На этих шести рисунках (от А до F) показан только формирующий желток (протектор), поскольку расщепление происходит только в нем. Гораздо более крупный пищевой желток, который не участвует в расщеплении, не показан и лишь обозначен темным кольцом без него.

Инвагинация или складывание внутрь птичьей бластулы происходит в этом случае также на заднем полюсе последующей главной оси, в середине задней границы круглого зародышевого диска (рис. 59 с). В этом месте мы имеем наиболее энергичное расщепление клеток; поэтому клетки здесь более многочисленны и более мелкие, чем в передней половине зародышевого диска. Погранично-выпуклый или толстый край диска менее четкий, но белее сзади, и более резко отделен от смежных частей. В середине задней границы диска находится белая серповидная бороздка - серповидная бороздка Коллера (рис. 59 с); небольшой выступающий отросток в ее центре называется серповидным бугорком (*sk*). Эта важная расщелина - примитивный рот, который долгое время описывался как "примитивная борозда". Если мы сделаем вертикальный разрез через эту часть, то увидим, что под зародышевым диском вперед от примитивного рта тянется плоская и широкая расщелина - это примитивная кишка (рис. 60 *ud*). Ее крыша или дорсальная стенка образована складчатой верхней частью бластулы, а дно или вентральная стенка - белым желтком (*wd*), в котором распределено множество желточных ядер (*dk*). Они активно размножаются у края зародышевого диска, особенно вблизи серповидного примитивного рта.

Из срезов более поздних стадий этой дисковидной птицы-гастроулы мы узнаем, что примитивная кишечная полость, выступающая вперед от примитивного рта в виде плоского мешочка, подрывает всю область круглой плоской линзовидной бластулы (рис. 61 *ud*). В то же время сегментационная полость постепенно исчезает совсем, складчатый внутренний зародышевый слой (*ik*) накладывается снизу на вышележащий наружный зародышевый слой (*ak*). Таким образом, типичный процесс инвагинации, хотя и сильно замаскированный, может быть ясно виден в этом случае, как показали Гетте и Раубер, а в последнее время и Дюваль (рис. 61).

Старые эмбриологи (Пандер, Бэр, Ремак) и, особенно в последнее время, His, Kölliker и другие, говорили, что два первичных зародышевых слоя куриной яйцеклетки - старейший и наиболее частый объект наблюдения - образуются путем горизонтального расщепления простого зародышевого диска. В противовес этому общепринятому мнению я утверждал в своей "*Теории гастроулы*" (1873), что дисковидная гастроула птиц, как и у всех других позвоночных, образуется путем складывания (или инвагинации), и что этот типичный процесс лишь своеобразно изменен и замаскирован огромным скоплением пищевого желтка и плоским разрастанием дисковидной бластулы на одной части ее поверхности. Я попытался обосновать эту точку зрения происхождением позвоночных из одного источника, особенно доказав, что птицы происходят от рептилий, а те - от амфибий. Если это верно, то дисковидная гастроула амниот должна была образоваться в результате складывания полой бластулы, как это было показано Ремаком и Рускони для дисковидной гастроулы амфибий, их прямых предков. Точные и чрезвычайно тщательные наблюдения упомянутых мною авторов (Гетте, Раубер и Дюваль) недавно решительно доказали это для птиц; то же самое было сделано для рептилий прекрасными исследованиями Купфера, Бенеке, Венкебаха и других. В щитовидном зародышевом диске ящерицы (рис. 62), крокодила, черепахи и других рептилий в середине задней границы (в том же месте, что и серповидная борозда у птиц) находится поперечная борозда (*u*), которая ведет в плоский, похожий на мешочек, слепой мешок - примитивную кишку. Передняя (дорсальная) и задняя (вентральная) губы поперечной борозды в точности соответствуют губам примитивного рта (или серповидной борозды) у птиц.

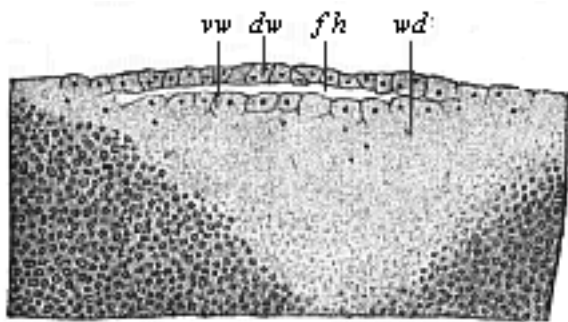


Fig. 58

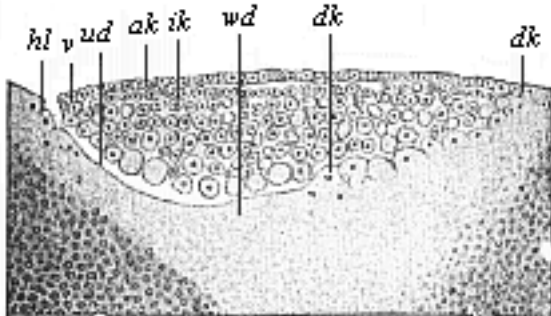
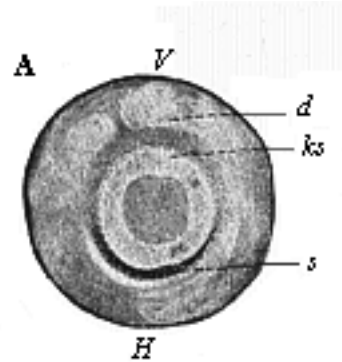


Fig. 60



H

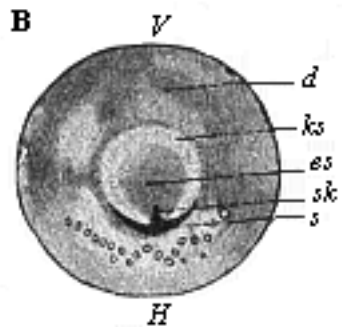


Fig. 59

Рис. 58 - Вертикальный **разрез бластулы курицы (дискобластула)**. *fh* сегментация-полость, *dw* дорсальная стенка того же, *vw* вентральная стенка, переходящая непосредственно в белую желточку (*wd*). (Из Дюваля.)

Рис. 59-**Зародышевый диск яйцеклетки курицы в начале гастрюляции**; А - до инкубации, Б - в первый час инкубации. (Из Коллера.) *ks* зародышевый диск, *V* его передняя и *H* его задняя границы; *es* эмбриональный щит, *s* серповидный желобок, *sk* серповидный бугорок, *d* желток.

Рис. 60. Продольный **разрез зародышевого диска чижа (discogastrula)**. (По Дювалю) *ud* примитивная кишка, *vl*, *hl* передняя и задняя губы примитивного рта (или серповидный край); *ak* наружный зародышевый слой, *ik* внутренний зародышевый слой, *dk* желточные ядра, *wd* белая желтизна.



Рис. 61 - Продольный **разрез дисковидной гастролы соловья**. (Из Дюваля.) *ud* примитивная кишка, *vl*, *hl* передняя и задняя губы примитивного рта; *ak*, *ik* наружный и внутренний зародышевые слои; *vr* передняя граница дискогастролы.

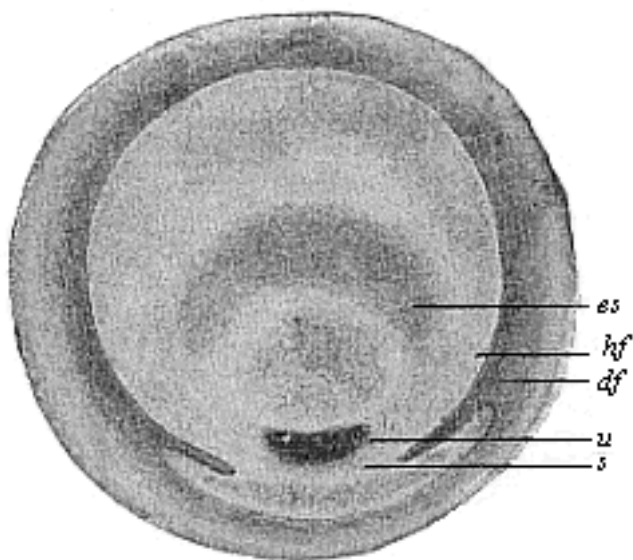


Рис. 62 - Зародышевый **диск ящерицы** (*Lacerta agilis*). (Из Купфера.) и примитивный рот, s серп, es эмбриональный щит, hf и df светлая и темная зародышевая область.

Гастрюляция млекопитающих должна происходить от этого особого эмбрионального развития рептилий и птиц. Этот самый поздний и самый продвинутый класс позвоночных, как мы увидим далее, сравнительно недавно развился из более древней группы рептилий; и все эти амниоты, должно быть, первоначально произошли от общей стволовой формы. Следовательно, отличительный эмбриональный процесс млекопитающих должен был возникнуть путем кеногенетических модификаций из более древней формы гастрюляции рептилий и птиц. Пока мы не признаем этот тезис, мы не сможем понять формирование зародышевых слоев у млекопитающих, а значит, и у человека.

Впервые я выдвинул этот фундаментальный принцип в своем очерке "*О гастрюляции млекопитающих*" (1877) и стремился таким образом показать, что предполагаю постепенное вырождение пищевого желтка и желтка-сака на пути от прорептилий к млекопитающим. "Кеногенетический процесс адаптации, - сказал я, - который привел к атрофии рудиментарный желток-сак млекопитающих, совершенно ясно. Он связан с тем, что молодняк млекопитающих, чьи предки, несомненно, были яйцекладущими, теперь долгое время находится в утробе матери. Поскольку большой запас пищи - желтка, который яйцекладущие предки отдавали яйцу, стал излишним для их потомков из-за долгого пребывания в утробе, а материнская кровь в стенке матки стала главным источником питания, бесполезный теперь желточный мешок должен был атрофироваться в результате эмбриональной адаптации".

В то время мое мнение не встретило одобрения; оно подверглось яростным нападкам со стороны Келликера, Хенсена и, в частности, Хиса. Однако постепенно оно было принято, а в последнее время прочно утвердилось благодаря большому количеству прекрасных исследований гастрюляции млекопитающих, особенно благодаря исследованиям Эдварда Ван Бенедена, посвященным кролику и летучей мыши, Селенки - сумчатым и грызунам, Хипе и Либеркюна - кротам, Купфера и Кейбеля - грызунам, Боннета - жвачным и т. д. С общей сравнительной точки зрения Карл Рабль в своей теории мезодермы, Оскар Гертвиг в последнем издании своего Руководства (1902) и Хубреخت в своих "*Исследованиях по эмбриологии млекопитающих*" (1891) поддержали это мнение и попытались вывести своеобразно измененную гастрюляцию млекопитающих из гастрюляции рептилий.

В то же время (1884) исследования Вильгельма Хаака и Колдуэлла подтвердили давно предполагаемый и очень интересный факт, что низшие млекопитающие, однопроходные, *откладывают яйца*, как птицы и рептилии, и не являются живородящими, как другие млекопитающие. Хотя гастрюляция у однопроходных не была до конца изучена Ричардом Семоном в 1894 году, можно не сомневаться, учитывая огромный размер их пищевого желтка, что сегментация яйцеклетки у них дисковидная и приводит к образованию серповидной дискогастрюлы, как у рептилий и птиц. Поэтому в 1875 году (в своем очерке "*Сегментация гастрюлы и яйцеклетки у животных*") я причислял однопроходных к дискоглазым позвоночным. Эта гипотеза была подтверждена как факт девятнадцать лет спустя тщательными наблюдениями Сэмона; он дал во втором томе своего большого труда "*Зоологические путешествия по Австралии*" (1894) первое описание и правильное объяснение дискоидной гастрюляции у однопроходных. Оплодотворенные яйцеклетки двух ныне живущих однопроходных (*ехидны* и *орниторинха*) представляют собой шарики диаметром в одну пятую дюйма, заключенные в жесткую оболочку; но в процессе развития они значительно увеличиваются, так что после откладки яйцо становится в три раза больше. Строение обильного желтка, и особенно соотношение желтого и белого желтка, такое же, как у рептилий и птиц. Как и у них, частичное расщепление происходит в том месте на поверхности, где находится маленький формирующий желток и заключенное в нем ядро. Сначала формируется линзовидный круглый зародышевый диск. Он состоит из нескольких слоев клеток, но распространяется на желток-шарик и таким образом превращается в однослойную бластулу.

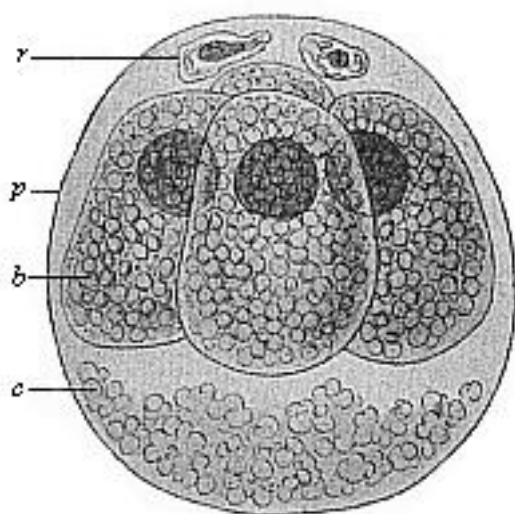


Рис. 63 - Яйцеклетка **опоссума** (*Didelphys*), **разделенная на четыре части**. (Из Селенки.) *б* - четыре сегментные клетки, *в* - направляющее тело, *г* - неядерное свернувшееся вещество, *д* - альбумин-мембрана.

Если представить, что содержащийся в ней желток растворяется и заменяется прозрачной жидкостью, то мы получим характерную бластулу высших млекопитающих. У них гастрюляция, как справедливо замечает Сэмон, протекает в две фазы: во-первых, формирование энтодермы путем расщепления в центре и дальнейшего роста по краю; во-вторых, инвагинация. У однопроходных животных более примитивные условия сохранились лучше, чем у рептилий и птиц. У последних до начала гастрюлы мы имеем, по крайней мере на периферии, двухслойный зародыш, формирующийся из расщепления. Но у однопроходных образование ценогенетической энтодермы не предшествует инвагинации, поэтому в этом случае строение зародышевых слоев менее изменено, чем у других амниот.

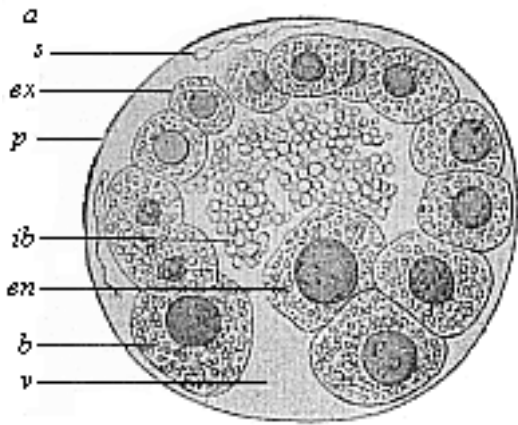


Рис. 64-Бластула **опоссума** (*Didelphys*). (Из Селенки.) *a* животный полюс бластулы, *v* вегетативный полюс, *en* материнская клетка энтодермы, *ex* эктодермальные клетки, *s* спермии, *ib* неядерные желточные шарики (остаток пищевого желтка), *p* альбуминовая мембрана.

Сумчатые, второй подкласс, примыкают к яйцекладущим однопроходным, самым древним из млекопитающих. Но поскольку в их случае пищевая желтка уже атрофирована, а маленькая яйцеклетка развивается в теле матери, частичное расщепление вновь превратилось в полное. Одна часть сумчатых по-прежнему имеет общие черты с однопроходными, а другая, согласно великолепным исследованиям Селенки, образует связующее звено между ними и плацентарными.

Оплодотворенная яйцеклетка опоссума (*Didelphys*) делится, по мнению Селенки, сначала на две, потом на четыре, потом на восемь одинаковых клеток; следовательно, сегментация сначала равна или однородна. Но в процессе расщепления более крупная клетка, отличающаяся менее прозрачной плазмой и содержащая больше желтых гранул (материнская клетка энтодермы, рис. 64 *en*), отделяется от остальных; последние размножаются быстрее, чем первые. В дальнейшем, когда в моруле накапливается жидкость, получается круглая бластула, стенка которой имеет различную толщину, как у амфиокса (рис. 38 *E*) и амфибий (рис. 45). Верхнее, или животное, полушарие образовано из большого числа мелких клеток, нижнее, или растительное, - из небольшого числа крупных клеток. Одна из последних, отличающаяся своими размерами (рис. 64 *en*), лежит на вегетативном полюсе оси бластулы, в том месте, где впоследствии появляется примитивный рот. Это материнская клетка энтодермы; теперь она начинает размножаться путем расщепления, и дочерние клетки (рис. 65 *i*) распространяются от этого места по внутренней поверхности бластулы, хотя сначала только по вегетативной полусфере. Менее четкие энтодермические клетки (*i*) сначала отличаются более круглой формой и более темными ядрами от более высоких, четких и длинных энтодермических клеток (*e*), затем обе они сильно уплощаются, причем внутренние бластодермические клетки больше, чем наружные.

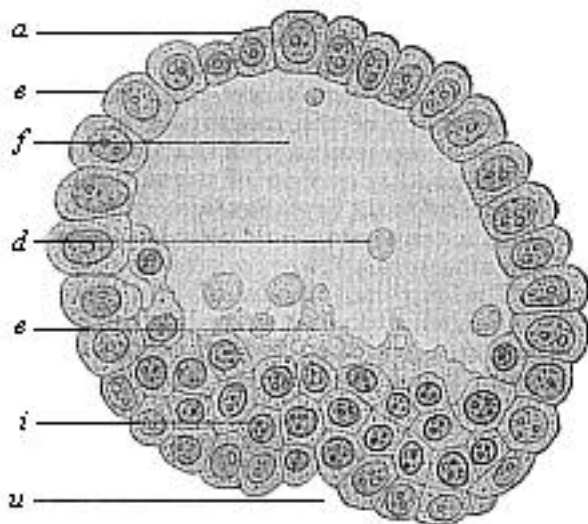


Fig. 65



Fig. 66

Рис. 65-Бластула **опоссума** (*Didelphys*) в начале гастрюляции. (Из Селенки.) *e* эктодерма, *i* энтодерма; *a* животный полюс, *u* примитивный рот на вегетативном полюсе, *f* сегментационная полость, *d* неядерные желточные шарики (реликты редуцированного пищевого желтка), *c* нуклеированный творог (без желточных гранул)

Рис. 66 Овальная **гаструла опоссума** (*Didelphys*), возраст около восьми часов (из Селенки) (вид снаружи).

Очень примечательны неядерные желточные шарики и творог (рис. 65 *d*), которые мы находим в жидкости бластулы у этих сумчатых; это реликты атрофированного пищевого желтка, который был развит у их предков, однопроходных, и у рептилий.

В ходе дальнейшей гастрюляции опоссума овальная форма гастрюлы (рис. 66) постепенно меняется на шаровидную, в везикуле накапливается все большее количество жидкости. В то же время энтодерма все дальше и дальше распространяется по внутренней поверхности эктодермы (*e*). Образуется шаровидная везикула, стенка которой состоит из двух тонких простых слоев клеток; клетки наружного зародышевого слоя более круглые, а внутреннего - более плоские. В области примитивного рта (*p*) клетки менее уплощены и быстро размножаются. От этой точки - от задней (вентральной) губы примитивного рта, которая расширяется в центральной расщелине, примитивной борозде, - идет строительство мезодермы.

У плацентарных гастрюляция еще более изменена и свернута кеногенетически, чем у сумчатых. Впервые она была точно известна нам благодаря выдающимся исследованиям Эдварда Ван Бенедена в 1875 году, первым объектом изучения которого стала яйцеклетка кролика. Но поскольку человек также принадлежит к этому подклассу, а его еще не изученная гастрюляция не может существенно отличаться от гастрюляции других плацентарных, она заслуживает самого пристального внимания. Прежде всего, мы имеем ту особенность, что две первые сегментационные клетки, возникающие при расщеплении оплодотворенной яйцеклетки (рис. 68), имеют разные размеры и природу; разница иногда больше, иногда меньше (рис. 69). Одна из этих первых дочерних клеток яйцеклетки немного больше, чище и прозрачнее другой. Кроме того, меньшая клетка окрашивается кармином, осмием и т. д. сильнее, чем большая. При многократном расщеплении из нее образуется морула, а из нее - бластула, которая очень характерным образом превращается в сильно измененную гастрюлу. Когда число сегментирующих клеток в зародыше млекопитающего

достигает девяноста шести (у кролика - примерно через семьдесят часов после оплодотворения), плод приобретает форму, очень похожую на архигаструлу (рис. 72). Шарообразный зародыш состоит из центральной массы тридцати двух мягких, круглых клеток с темными ядрами, которые под действием взаимного давления сплющиваются в многоугольную форму и окрашиваются в темно-коричневый цвет осмиевой кислотой (рис. 72 *г*). Эта темная центральная группа клеток окружена более светлой сферической мембраной, состоящей из шестидесяти четырех кубических, мелких и мелкозернистых клеток, которые лежат близко друг к другу в одном слое и лишь слегка окрашиваются осмиевой кислотой (рис. 72 *е*). Авторы, рассматривающие эту эмбриональную форму как первичную гастралу плаценты, считают наружный слой эктодермой, а внутренний - энтодермой. Энтодермическая мембрана прерывается только в одном месте: там свободно располагаются одна, две или три клетки эктодермы. Они образуют желточную пробку и заполняют устье гастролы (*а*). Центральная примитивная кишечная полость (*д*) заполнена энтодермическими клетками. Таким образом, подчеркивается одноосный тип гастролы млекопитающих. Однако мнения о реальной природе этой "временной гастролы" плаценты и ее отношении к бластуле, в которую она преобразуется, до сих пор существенно расходятся.

В процессе гастрюляции из этой своеобразной твердой амфигаструлы плаценты формируется большая шарообразная бластула, как мы видели на примере сумчатого. Накопление жидкости в твердой гастрале (рис. 73 А) приводит к образованию эксцентрической полости, причем группа более темных энтодермических клеток (*hу*) остается непосредственно прикрепленной в одном месте с круглым обволакивающим слоем более светлых эктодермических клеток (*ер*). Это место соответствует первоначальному примитивному рту (*prostoma* или *blastoporus*). От этого важного места внутренний зародышевый слой распространяется по всей внутренней поверхности наружного слоя, клеточный пласт которого образует стенку полого шара; распространение идет от растительного к животному полюсу.

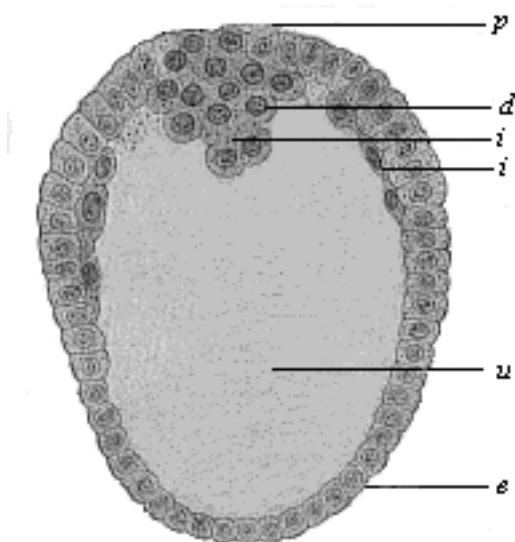


Рис. 67 - Продольный **разрез овальной гастролы опоссума** (рис. 69). (Из Селенки.) *р* примитивный рот, *е* эктодерма, *і* энтодерма, *д* желток остается в примитивной кишечной полости (*и*).

Кеногенетическая гастрюляция плацентарных была сильно изменена вторичной адаптацией в различных группах этого самого продвинутого и самого молодого подкласса млекопитающих. Так, например, у многих грызунов (морских свинок, мышей и др.) мы обнаруживаем, *по-видимому*, временную инверсию двух зародышевых слоев. Это

происходит из-за складывания бластодермической стенки так называемой "балкой" - пробкообразным выростом "крыши-слоя" Раубера. Это тонкий слой плоских эпителиальных клеток, который освобождается от поверхности бластодермы у некоторых грызунов; он имеет не большее значение в связи с общим ходом плацентарной гастрюляции, чем заметное отклонение от обычной шаровидной формы в бластуле некоторых копытных. У некоторых свиней и жвачных она превращается в нитевидную, длинную и тонкую трубку.

Таким образом, гастрюляция плацентарных, наиболее сильно отличающаяся от гастрюляции амфиокса, примитивной формы, сводится к исходному типу - инвагинации видоизмененной бластулы. Ее главная особенность заключается в том, что сложенная часть бластодермы не образует полностью закрытого (открытого только у примитивного рта) слепого мешка, как обычно, а имеет широкое отверстие на вентральном изгибе (противоположном спинному рту), и через это отверстие примитивный кишечник с самого начала сообщается с эмбриональной полостью бластулы. Складчатая гребневидная энтодерма растет со свободной круговой границей на внутренней поверхности энтодермы по направлению к вегетативному полюсу; когда она достигает его, а внутренняя поверхность бластулы полностью зарастает, примитивная кишка закрывается. Этот замечательный прямой переход примитивной кишечной полости в сегментарную объясняется простым предположением, что у большинства млекопитающих желточная масса, которой еще обладают самые древние формы класса (однопроходные) и их предки (рептилии), атрофирована. Это доказывает существенное единство гастрюляции у всех позвоночных, несмотря на разительные различия в разных классах.

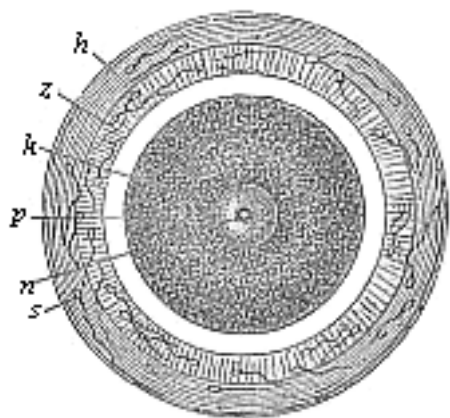


Рис. 68 - Стволовая клетка **яйцеклетки млекопитающего** (на примере кролика). *k* ядро ствола, *n* ядерное тельце, *p* протоплазма стволовой клетки, *z* измененная zona pellucida, *h* наружная альбуминовая мембрана, *s* мертвые сперматозоиды.

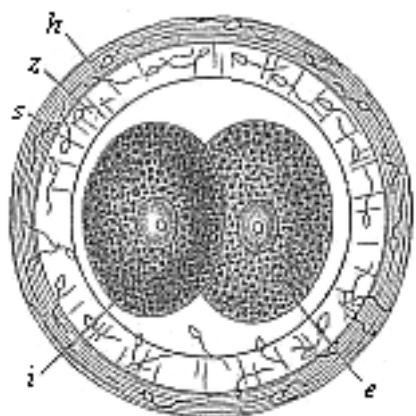


Рис. 69 - Зарождающееся **расщепление яйцеклетки млекопитающего** (на примере кролика). Стволовая клетка разделилась на две неравные клетки, одна светлее (*e*), другая темнее (*i*). *z* zona pellucida, *h* наружная альбуминовая мембрана, *s* мертвая сперматозоид-клетка.

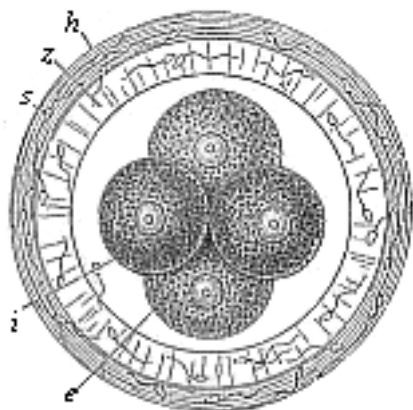


Рис. 70 - **Первые четыре сегментоядерные клетки яйцеклетки млекопитающего** (на примере кролика).

e - две большие (и более светлые) клетки, *i* - две меньшие (и более темные) клетки, *z* zona pellucida, *h* - наружная альбуминовая мембрана.

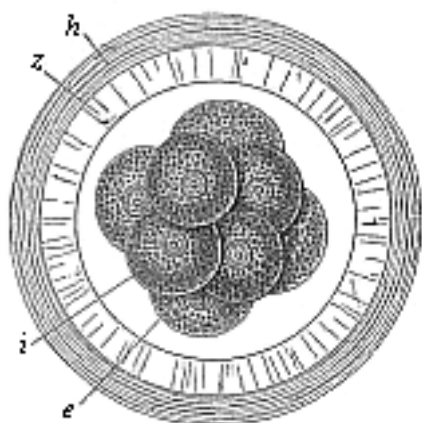


Рис. 71 - **Яйцеклетка млекопитающего с восемью сегментарными клетками** (от кролика). *e* четыре большие и более светлые клетки, *i* четыре меньшие и более темные клетки, *z* zona pellucida, *h* наружная альбуминовая мембрана.

Чтобы завершить рассмотрение важных процессов сегментации и гастрюляции, в заключение бросим краткий взгляд на четвертый основной тип - поверхностную сегментацию. У позвоночных эта форма вообще не встречается. Но она играет главную роль в крупном стебле сочленовных - насекомых, пауках, мириаподах и крабах. Отличительной формой гастрюлы, которая возникает из нее, является "везикулярная гастрюла" (*Perigastrula*).

В яйцеклетках, подвергающихся такому поверхностному расщеплению, формирующий желток резко отделен от питательного желтка, как и в предыдущих случаях с яйцеклетками птиц, рептилий, рыб и т. д.; расщеплению подвергается только формирующий желток. Но если в яйцеклетках с дискоидной гастрюляцией формообразовательный желток находится не в центре, а на одном полюсе одноосной яйцеклетки, а пищевой желток собран на другом полюсе, то в яйцеклетках с поверхностным расщеплением мы находим

формообразовательный желток распределенным по всей поверхности яйцеклетки; он шарообразно окружает пищевой желток, который накапливается в середине яйцеклетки. Поскольку сегментация затрагивает только первую часть, а не вторую, она должна быть совершенно "поверхностной"; запасы пищи в середине остаются совершенно нетронутыми. Как правило, она происходит в правильной геометрической прогрессии. В конце концов весь формирующийся желток делится на множество мелких и однородных клеток, которые располагаются вплотную друг к другу единым слоем по всей поверхности яйцеклетки и образуют поверхностную бластодерму. Эта бластодерма представляет собой простой, полностью закрытый пузырек, внутренняя полость которого полностью заполнена пищевым желтком. Настоящая бластула отличается от бластулы примитивной яйцеклетки только своим химическим составом. В последних содержимое представляет собой воду или водянистый студень, в первых - густую смесь, богатую пищевым желтком, альбуминовыми и жировыми веществами. Поскольку это количество пищевого желтка заполняет центр яйцеклетки до начала расщепления, в этом отношении нет разницы между морулой и бластулой. Эти две стадии скорее совпадают.

Когда бластула полностью сформирована, мы снова имеем дело с важной складкой или инвагинацией, определяющей гастрюляцию. Пространство между кожным и кишечным слоями (оставшаяся часть сегментационной полости) остается заполненным пищевым желтком, который постепенно расходуется. Это единственное существенное отличие нашей везикулярной гастрюлы (*перигастрюлы*) от первоначальной формы колоколовидной гастрюлы (*архигастрюлы*). Очевидно, что одна из них развилась из другой с течением времени благодаря накоплению пищевого желтка в центре яйцеклетки.^[23]

[23] О сведении всех форм гастрюляции к исходной палингенетической форме см. особенно ясное изложение этого вопроса в "*Руководстве по сравнительной анатомии*" Арнольда Ланга (1888), часть I.

Мы должны считать важным достижением то, что мы имеем возможность свести все разнообразные эмбриональные явления в различных группах животных к этим четырем основным формам сегментации и гастрюляции. Из этих четырех форм мы должны рассматривать только одну как исходную палингенетическую, а три другие - как кеногенетические и производные. Неравные, дисковидные и поверхностные сегментации, очевидно, возникли путем вторичной адаптации от первичной сегментации; и главной причиной их развития было постепенное формирование пищевого желтка и растущая противоположность между животными и растительными половинами яйцеклетки, или между эктодермой (кожным слоем) и энтодермой (кишечным слоем).

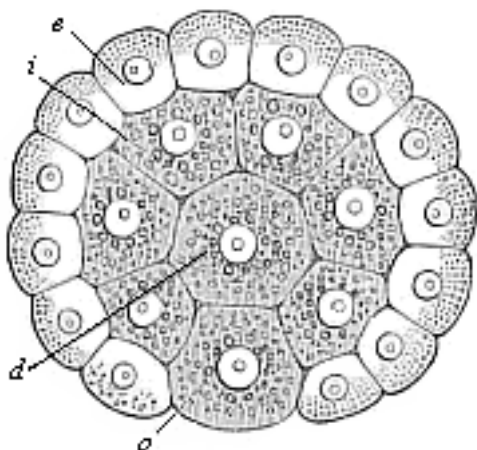


Рис. 72 - Гастроула **плацентарного млекопитающего** (эпигаструла кролика), продольный разрез по оси. *ectodermic cells* (64, светлее и меньше), *i entodermic cells* (32, темнее и больше), *d* central entodermic cell, filling the primitive gut-cavity, *o* peripheral entodermic cell, stopping up the opening of the primitive mouth (yolk-stopper in the Rusconian anus).

Тщательные исследования гастрюляции животных, проведенные за последние несколько десятилетий, полностью подтвердили изложенные мною взгляды, которые я впервые выдвинул в 1872-76 годах. Некоторое время они вызвали серьезные споры среди многих эмбриологов. Некоторые утверждали, что первоначальной эмбриональной формой метазоа была не гастроула, а "планула" - пузырек с двойными стенками, закрытой полостью и без ротового отверстия; предполагалось, что последнее постепенно пробивается насквозь. Впоследствии было показано, что эта планула (обнаруженная у некоторых губок и др.) является более поздней эволюцией гастрюлы.

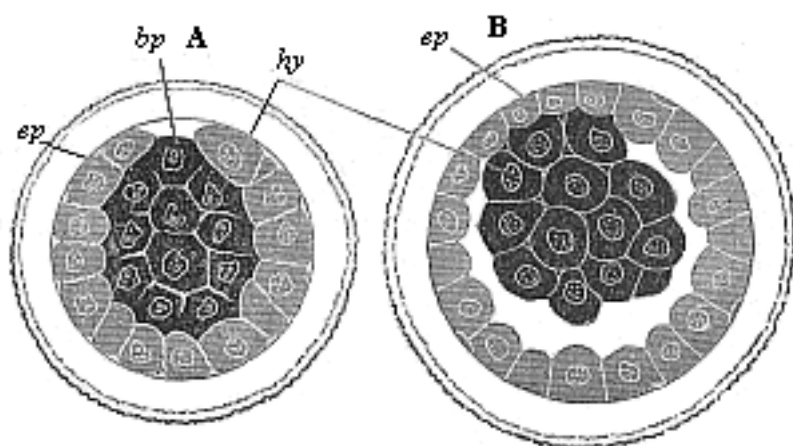


Рис. 73 - Гастроула **кролика**. А как твердое, сферическое скопление клеток, В, превращающееся в эмбриональный пузырек, *br* примитивный рот, *ep* эктодерма, *hy* энтодерма.

Было также показано, что так называемое расслаивание - образование двух первичных зародышевых слоев путем складывания поверхности бластодермы (например, у *Geryonidae* и других *medusae*) - является вторичным образованием, обусловленным ценогенетическими отклонениями от первоначальной инвагинации бластулы. То же самое можно сказать и о так называемой "иммиграции", когда определенные клетки или группы клеток отделяются от простого слоя бластодермы и перемещаются в глубь бластулы; они прикрепляются к внутренней стенке бластулы и образуют второй внутренний эпителиальный слой, то есть энтодерму. В этих и многих других противоречиях современной эмбриологии первым условием для ясного и естественного объяснения является тщательное и разборчивое разграничение между палингенетическими (наследственными) и ценогенетическими (адаптивными) процессами. При правильном подходе к этому вопросу мы везде найдем подтверждение биогенетического закона.

Глава X. ТЕОРИЯ КЕЛОМА

Два "первичных зародышевых слоя", которые, как показала теория гастрей, являются первым фундаментом в построении тела, встречаются в этой простейшей форме на протяжении всей жизни только у животных самого низкого класса - гастреады, олинтус (стеблевая форма губок), гидры и подобные им очень простые животные. У всех остальных животных между этими двумя первичными слоями тела впоследствии образуются новые пласты клеток, которые обычно объединяют под названием среднего слоя, или *мезодермы*. Как правило, различные продукты этого среднего слоя впоследствии составляют большую часть каркаса животного, в то время как первоначальная энтодерма, или внутренний зародышевый слой, ограничивается одеждой пищеварительного канала и его железистых придатков; с другой стороны, эктодерма, или внешний зародышевый слой, обеспечивает внешнюю одежду тела, кожу и нервную систему.

В некоторых крупных группах низших животных, таких как губки, кораллы и плоские черви, средний зародышевый слой остается единой связанной массой, и из него развивается большая часть тела; их называют трехслойными метазоа, в противоположность описанным двухслойным животным. Как и у двухслойных животных, у них нет полости тела, то есть полости, отличной от пищеварительной системы. С другой стороны, все высшие животные имеют эту настоящую полость тела (*coeloma*) и поэтому называются *coelomaria*. Во всех них можно различить *четыре* вторичных зародышевых слоя, которые развиваются из двух первичных. К этому же классу относятся все истинные вермалии (за исключением платодов), а также высшие типичные животные, произошедшие от них - моллюски, иглокожие, членистоногие, туникаты и позвоночные.

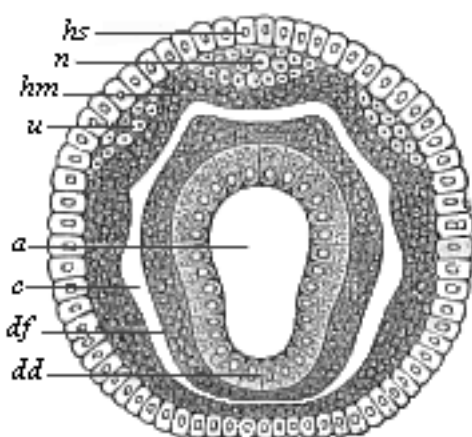


Fig. 74

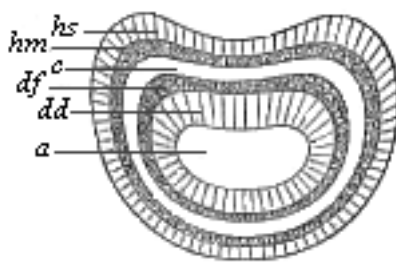


Fig. 75

Рис. 74 и 75 - схема **четырех вторичных зародышевых слоев**, поперечный разрез метазойного эмбриона: рис. 74 - аннелида, рис. 75 - вермалия. *a* примитивный кишечник, *dd* ventральный железистый слой, *df* ventральный волокнистый слой, *hm* кожно-волокнистый слой, *hs* кожно-чувствительный слой, *u* начало рудиментарных почек, *n* начало нервных пластинок.

Таким образом, полость тела (*coeloma*) - это новое приобретение животного организма, гораздо более молодое, чем пищеварительная система, и имеющее огромное значение. Впервые я указал на это фундаментальное значение келома в моей "*Монографии о губках*" (1872), в разделе, где проводится различие между полостью тела и полостью кишечника, и

который сразу же следует за теорией зародышевого слоя и древом предков животного царства (первый набросок теории гастрэа). До этого времени эти две главные полости животного тела путали или очень плохо различали; главным образом потому, что Лейкарт, основатель группы *coelenterata* (1848), приписал этим низшим метазоям полость тела, но не полость кишечника. В действительности же все обстоит как раз наоборот.

Брюшная полость, первоначальный орган питания в многоклеточном животном теле, является самым древним и самым важным органом всех метазоа, и вместе с примитивным ртом формируется в каждом случае в гастреле как примитивный кишечник; только на гораздо более поздней стадии полость тела, которая полностью отсутствует у *coelenterata*, развивается у некоторых метазоа между брюшком и стенкой тела. Эти две полости совершенно различны по содержанию и назначению. Алиментарная полость (*enteron*) служит для пищеварения; она содержит воду и пищу, поступающие извне, а также мякоть (*chymus*), образующуюся в результате переваривания. С другой стороны, полость тела, совершенно отличная от кишечника и закрытая снаружи, не имеет никакого отношения к пищеварению; она заключает в себе сам кишечник и его железистые придатки, а также содержит половые продукты и некоторое количество крови или лимфы, жидкости, которая вытекает через брюшную стенку.

Как только появляется полость тела, обнаруживается, что брюшная стенка отделяется от стенки тела, но они продолжают непосредственно соединяться в различных местах. Кроме того, в обеих стенках всегда можно различить несколько различных слоев ткани - не менее двух в каждой. Эти тканевые слои образуются первоначально из четырех различных простых клеточных слоев, которые являются широко обсуждаемыми четырьмя вторичными зародышевыми слоями. Самый наружный из них, кожно-сенсорный слой (рис. 74, 75 *hs*), и самый внутренний, слой кишечной железы (*dd*), сначала остаются простыми эпителиями или покровными слоями. Один из них покрывает наружную поверхность тела, другой - внутреннюю поверхность брюшной стенки; поэтому их называют ограничивающими или лимитирующими слоями. Между ними находятся два средних слоя, или мезобласты, которые окружают полость тела.

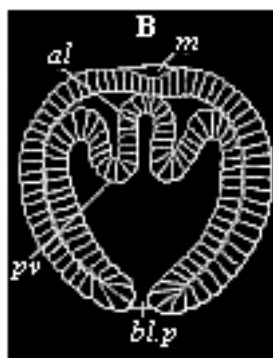


Рис. 76-Келомула **сагитты** (гастрела с парой тельцевых мешочков. (Из Ковалевского.) *bl.p* примитивный рот, *al* примитивный кишечник, *pv* celom-складки, *m* постоянный рот.

Четыре вторичных зародышевых слоя так распределены в строении тела у всех келомарий (или всех метазоа, имеющих полость тела), что два наружных, быстро соединенных вместе, образуют стенку тела, а два внутренних - брюшную стенку; эти две стенки разделены полостью келома. Каждая из стенок состоит из ограничительного и среднего слоев. Два ограничивающих слоя дают начало главным образом эпителию, или покровным тканям, а также железам и нервам, в то время как средние слои образуют большую часть фиброзной ткани, мышц и соединительного вещества. Поэтому последние также называют

волокнистыми или мышечными слоями. Наружный средний слой, который лежит на внутренней стороне кожно-чувственного слоя, - это кожно-волокнистый слой; внутренний средний слой, который прикрепляется снаружи к вентральному железистому слою, - это вентральный волокнистый слой. Первый обычно кратко называют париетальным, а второй - висцеральным слоем или мезодермой. Из множества различных названий, которые были даны четырем вторичным зародышевым слоям, наиболее употребительными на сегодняшний день являются следующие: - 1.

1. Кожно-чувственный слой (наружный ограничительный слой).	I. Нейронный слой (нейробласт).	Два вторичных зародышевых Два вторичных зародышевых слоя стенки тела:
2. Кожно-волокнистый слой (наружный средний слой).	II. Париетальный слой (миобласт).	I. Эпителиальный.
3. Кишечно-волокнистый слой (внутренний средний слой).	III. Висцеральный слой (генобласт).	II. Волокнистый.
4. Слой кишечной железы (внутренний ограничивающий слой).	IV. Энтеральный слой (энтеробласт)	Два вторичных зародышевых Два вторичных зародышевых слоя кишечной стенки:
		III. Волокнистый.
		IV. Эпителиальный.

Первым ученым, признавшим и четко выделившим четыре вторичных зародышевых слоя, был Бэр. Правда, он не вполне ясно представлял себе их происхождение и дальнейшее значение и допустил несколько ошибок в деталях при их объяснении. Но в целом их огромное значение не ускользнуло от него. Однако в более поздние годы от его взглядов пришлось отказаться в результате более точных наблюдений. Тогда Ремак выдвинул трехслойную теорию, которая была общепринятой. Однако эти теории расщепления начали сдавать позиции тридцать лет назад, когда Ковалевский (1871) показал, что у *Sagitta* (очень четкий и типичный объект гастрюляции) два средних зародышевых слоя и два ограничивающих слоя возникают не путем расщепления, а путем складывания - вторичной инвагинации первичного внутреннего зародышевого слоя. Эта инвагинация или складывание происходит от примитивного рта, по двум сторонам которого (справа и слева) образуется пара мешочков. Когда эти мешочки, или мешочки-саксы, отделяются от примитивной кишки, образуется двойная полость тела (рис. 74-76).

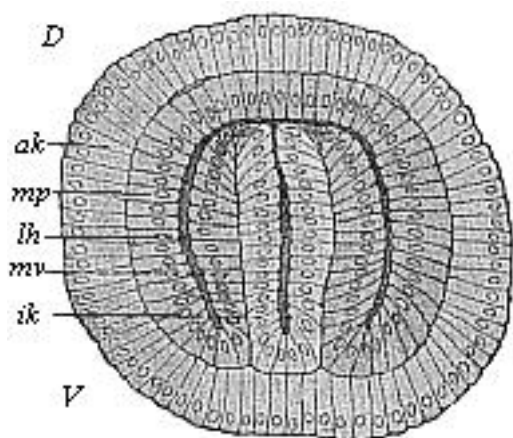


Рис. 77 - Келомула **сагитты**, в разрезе. (Из Гертвига.) *D* - дорсальная сторона, *V* - вентральная сторона, *ik* - внутренний зародышевый слой, *mv* - висцеральный мезобласт, *lh* - полость тела, *tr* - париетальный мезобласт, *ak* - наружный зародышевый слой.

Такое же формирование лома, как у сагитты, Ковалевский впоследствии обнаружил у брахиопод и других беспозвоночных, а также у самого низшего позвоночного - амфиокса. Дальнейшие случаи были обнаружены двумя английскими эмбриологами, которым мы обязаны значительным прогрессом в онтогенезе - Э. Рэй-Ланкестер и Ф. Бальфур. На основании этих и других исследований, а также собственных обширных изысканий братья Оскар и Ричард Гертвиг построили в 1881 году теорию Келома. Чтобы в полной мере оценить огромные достоинства этой проясняющей и полезной теории, необходимо вспомнить, какой хаос противоречивых взглядов представляла собой в то время "проблема мезодермы", или вызывавший много споров "вопрос о происхождении среднего зародышевого слоя". Теория тельца внесла свет и порядок в эту бесконечную путаницу, установив следующие моменты: 1. Тело-полость возникает у подавляющего большинства животных (особенно у всех позвоночных) так же, как у сагитты: пара мешочков или мешков образуется путем складывания внутрь примитивного рта, между двумя первичными зародышевыми слоями; когда эти мешочки отделяются от примитивной кишки, образуется пара *coelom*-мешочков (правый и левый); их слияние создает простую тело-полость. 2. Когда эти зародыши-кишки развиваются не как пара полых мешочков, а как сплошные слои клеток (в виде пары мезодермальных полосок) - как это происходит у высших позвоночных - мы имеем вторичную (ценогенетическую) модификацию первичной (палингенетической) структуры; две стенки мешочков, внутренняя и наружная, были сжаты вместе в результате расширения большого пищевого желтка. 3. Следовательно, мезодерма с самого начала состоит из двух генетически различных слоев, которые не возникают путем расщепления первичного простого среднего слоя (как предполагал Ремак). 4. Эти два средних слоя имеют у всех позвоночных и большинства беспозвоночных одинаковое радикальное значение для строения тела животного; внутренний средний слой, или висцеральная мезодерма (слой кишечной клетчатки), прикрепляется к исходной энтодерме и образует волокнистую, мускульную и соединительную часть висцеральной стенки; наружный средний слой, или париетальная мезодерма (слой кожных волокон), прикрепляется к исходной эктодерме и образует волокнистую, мускулистую и соединительную часть стенки тела. 5. Четыре вторичных зародышевых слоя непосредственно соединяются только в точке зарождения - в примитивном рту и его окрестностях; от этой точки два средних слоя продвигаются вперед отдельно между двумя первичными зародышевыми слоями, к которым они прикрепляются по отдельности. 6. Дальнейшее разделение или дифференциация четырех вторичных зародышевых слоев и их разделение на различные ткани и органы происходит особенно в поздней передней части или голове эмбриона и распространяется назад от нее по направлению к первобытному рту.

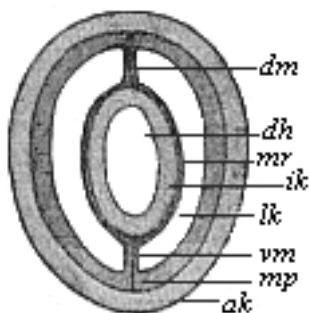


Рис. 78 - Сечение **молодой сагитты**. (Из Гертвига.) *dh* висцеральная полость, *ik* и *ak* внутренний и наружный ограничительные слои, *mv* и *mr* внутренний и наружный средние слои, *lk* полость тела, *dm* и *vm* дорсальная и висцеральная брыжейка.

Всех животных, у которых полость тела явно возникает таким образом из примитивного кишечника (позвоночные, тунникообразные, иглокожие, членистоногие и часть вермалий), Гертвиг объединил под названием энтомоцела и противопоставил другим группам - псевдоцела (с ложной полостью тела) и клентората (без полости тела). Однако это радикальное разграничение и взгляды на классификацию, которые оно породило, оказались несостоятельными. Кроме того, абсолютные различия в строении тканей, которые Гертвиг установил между энтероцелями и псевдоцелями, не могут быть поддержаны в этой связи. По этим и другим причинам их теория тельца подверглась значительной критике и частично была отброшена. Тем не менее, она оказала большую и долговременную услугу в решении сложной проблемы мезодермы, и ее существенная часть, несомненно, будет сохранена. Я считаю особой заслугой теории то, что она установила идентичность развития двух средних слоев у всех позвоночных и проследила их как ценогенетические модификации до первоначальной палингенетической формы развития, которую мы до сих пор находим у амфиокса. Карл Рабль приходит к такому же выводу в своей "Теории мезодермы", как и Рей-Ланкестер, Раубер, Купффер, Руккерт, Селенка, Хатшек и другие. Эти и многие другие авторы последних лет сходятся во мнении, что все различные формы строения ложа, как и формы гастрюляции, следуют одному и тому же строгому наследственному закону в огромном стволе позвоночных; несмотря на кажущиеся различия, все они лишь кеногенетические модификации одного палингенетического типа, и этот первоначальный тип сохранился для нас до наших дней у бесценного амфиокса.

Но прежде чем перейти к рассмотрению регулярного строения амфиокса, взглянем на строение червя-стрелы (*Sagitta*), замечательного глубоководного червя, который во многих отношениях интересен для сравнительной анатомии и онтогенеза. С одной стороны, прозрачность тела и зародыша, а с другой - типичная простота эмбрионального развития делают сагитту весьма поучительным объектом в связи с различными проблемами. Класс *chaetogatha*, представленный только однопорядковыми родами *Sagitta* и *Spadella*, в другом отношении также является наиболее примечательной ветвью обширного стебля *vermalia*. Поэтому было очень приятно, что Оскар Хертвиг (1880) в своей тщательной монографии полностью объяснил анатомию, классификацию и эволюцию хетогнат.

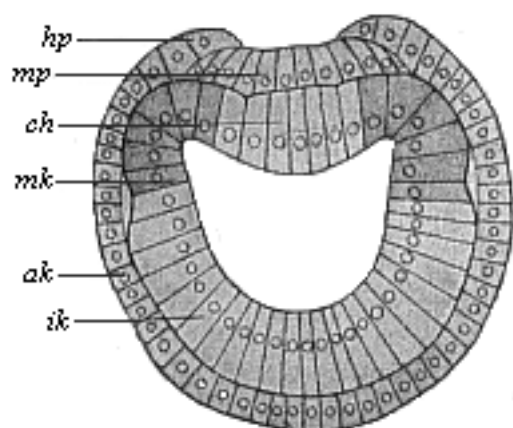


Fig. 79

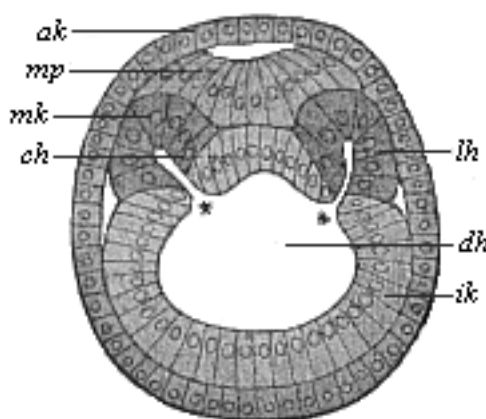


Fig. 80

Рис. 79 и 80. - Поперечный **разрез амфиокса-ларвья**. (Из Хатшека.) Рис. 79 в начале формирования тельца (еще без сегментов), рис. 80 на стадии с четырьмя примитивными сегментами. *ak*, *ik*, *mk* наружный, внутренний и средний зародышевый слой, *hp* роговая пластинка, *mp* медуллярная пластинка, *ch* *chorda*, * и * расположение тельцевых отверстий, *lh* полость тела).

Шаровидная бластула, возникающая из оплодотворенной яйцеклетки сагитты, превращается путем складывания на одном полюсе в типичную архигаструлу, полностью аналогичную описанной мною *Мопохения* (глава VIII, рис. 29). Эта овальная, одноосная чашечка-ларва (круглая в сечении) становится двусторонней (или трехосной) за счет роста пары тельцевых мешочков из примитивной кишки (рис. 76, 77). Справа и слева к верхнему полюсу (где впоследствии возникает постоянный рот, *m*) появляется мешковидная складка. Эти два мешка сначала разделены парой складок энтодермы (рис. 76 *pv*) и все еще связаны с примитивной кишкой широкими отверстиями; они также сообщаются на короткое время со спинной стороной (рис. 77 *d*). Вскоре, однако, тельца-почки полностью отделяются друг от друга и от примитивной кишки; в то же время они увеличиваются настолько, что смыкаются вокруг примитивной кишки (рис. 78). Но по средней линии спинной и брюшной сторон мешочки остаются разделенными, их сближающиеся стенки соединяются здесь, образуя тонкую вертикальную перегородку - брыжейку (*dm* и *vm*). Таким образом, у *Sagitta* на протяжении всей жизни двойная полость тела (рис. 78 *lk*), а кишечник прикреплен к стенке тела сверху и снизу брыжейкой - снизу вентральной брыжейкой (*vm*), а сверху дорсальной брыжейкой (*dm*). Внутренний слой двух кардиомиоцитов (*mv*) прикрепляется к энтодерме (*ik*) и образует с ней висцеральную стенку. Наружный слой (*mp*) прикрепляется к эктодерме (*ak*) и образует с ней наружную стенку тела. Таким образом, у *Sagittы* мы имеем совершенно ясную и простую иллюстрацию изначальной келомагии энтероцеля. Этот палингенетический факт тем более важен, что большая часть двух полостей тела *Sagitta* впоследствии превращается в половые железы: передняя, или женская, часть - в пару яичников, а задняя, или мужская, - в пару семенников.

В случае амфиокса, самого низкого позвоночного, и его ближайших родственников, беспозвоночных туникатов, морских ракообразных, процесс клоаки происходит с одинаковой ясностью и прозрачностью. Однако у этих двух стеблей, которые мы относим к роду *Chordonia*, этот важный процесс более сложен, поскольку с ним связаны два других процесса - развитие хорды из энтодермы и отделение медуллярной пластинки или нервного центра от эктодермы. И здесь бесчерепной амфиокс благодаря цепкой наследственности сохранил до нашего времени основные явления в их первоначальном виде, в то время как у всех остальных позвоночных (имеющих череп) они были в большей или меньшей степени изменены в результате эмбриональной адаптации. Поэтому, прежде чем перейти к рассмотрению ценогенетических форм краниоты, мы должны еще раз тщательно разобраться в палингенетических эмбриональных особенностях ланцетника.

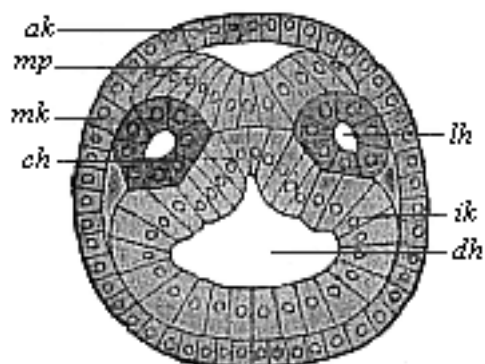


Fig. 81



Fig. 82

Рис. 81 и 82 - Поперечный **разрез эмбриона амфиокса**. Рис. 81 - на стадии с пятью сомитами, рис. 82 - на стадии с одиннадцатью сомитами. (Из Хатшека.) *ak* наружный зародышевый слой, *mp* медуллярная пластинка, *n* нервная трубка, *ik* внутренний

зародышевый слой, *dh* висцеральная полость, *lh* полость тела, *mk* средний зародышевый слой (*mk₁*париетальный, *mk₂*висцеральный), *us* примитивный сегмент, *ch* хорда.

Целомообразование амфиокса, впервые замеченное Ковалевским в 1867 году, было очень тщательно изучено Хатшеком (1881). По его мнению, на уже рассмотренной нами двусторонней гастреле (рис. 36, 37) сначала образуются три параллельные продольные складки - одна эктодермальная складка по центральной линии дорсальной поверхности и пара энтодермальных складок по обе стороны от первой. Широкая эктодермальная складка, которая впервые появляется на средней линии уплощенной спинной поверхности и образует неглубокую продольную бороздку, - это начало центральной нервной системы, медуллярной трубки. Таким образом, первичный наружный зародышевый слой делится на две части - среднюю медуллярную пластинку (рис. 81 *mp*) и роговую пластинку (*ak*), начало наружной кожи или эпидермиса. По мере того как параллельные границы вогнутой медуллярной пластинки складываются друг с другом и растут под роговой пластинкой, образуется цилиндрическая трубка - медуллярная трубка (рис. 82 *n*), которая быстро отделяется от роговой пластинки. С каждой стороны продолговатой трубки, между ней и пищеварительной трубкой (рис. 79-82 *dh*), из дорсальной стенки пищеварительной трубки вырастают две параллельные продольные складки, которые образуют два тельцевых мешка (рис. 80, 81 *lh*). Эта часть энтодермы, представляющая собой первую структуру среднего зародышевого слоя, показана темнее, чем остальная часть внутреннего зародышевого слоя на рис. 79-82. Края складок сходятся, образуя замкнутые трубки (рис. 81 в разрезе).

Во время этого интересного процесса между двумя зачатками формируются очертания третьего очень важного органа - хорды, или осевого стержня. Эта первая основа скелета, твердый цилиндрический хрящевой стержень, формируется по средней линии дорсальной примитивной кишечной стенки из энтодермального клеточного отрезка, который остается здесь между двумя зачатками (рис. 79-82 *гл.*). Хорда сначала имеет вид плоской продольной складки или неглубокого желобка (рис. 80, 81); она становится твердым цилиндрическим шнуром только после отделения от примитивной кишки (рис. 82). Поэтому можно сказать, что дорсальная стенка примитивной кишки в этот важный период образует три параллельные продольные складки - одну одиночную и пару складок. Одиночная средняя складка становится хордой и лежит сразу под желобком эктодермы, который превращается в медуллярную трубку; пара складок справа и слева лежат по бокам между первой и второй и образуют тельце-пузырьки. Часть примитивной кишки, которая остается после отсечения этих трех спинных примитивных органов, является постоянной кишкой; ее энтодерма представляет собой слой кишечной железы или энтеральный слой.

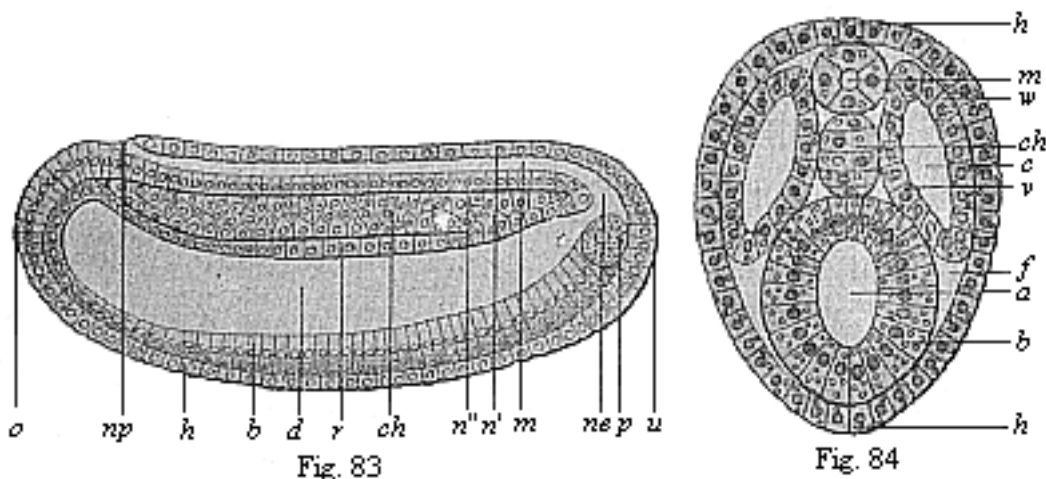


Рис. 83 и 84 - Хордула **амфиокса**. Рис. 83 срединный продольный разрез (вид слева). Рис. 84 - поперечный разрез. (Из *Хатшека*.) На рис. 83 опущены тельца, чтобы яснее показать хордулу. Рис. 84 довольно схематичен. *h* роговая пластинка, *m* медуллярная трубка, *n* стенка ее (*n'* дорсальная, *n''* вентральная), *ch* *chorda*, *np* *neuroporus*, *ne* *canalis neurentericus*, *d* кишечная полость, *r* дорсальная стенка кишки, *b* вентральная стенка кишки, *z* желточные клетки в последней, *u* примитивный рот, *o* ротовая яма, *p* промесообласть (примитивные или полярные клетки мезодермы), *w* париетальный слой, *v* висцеральный слой мезодермы, *coelom*, *f* остальная часть сегментационной полости.

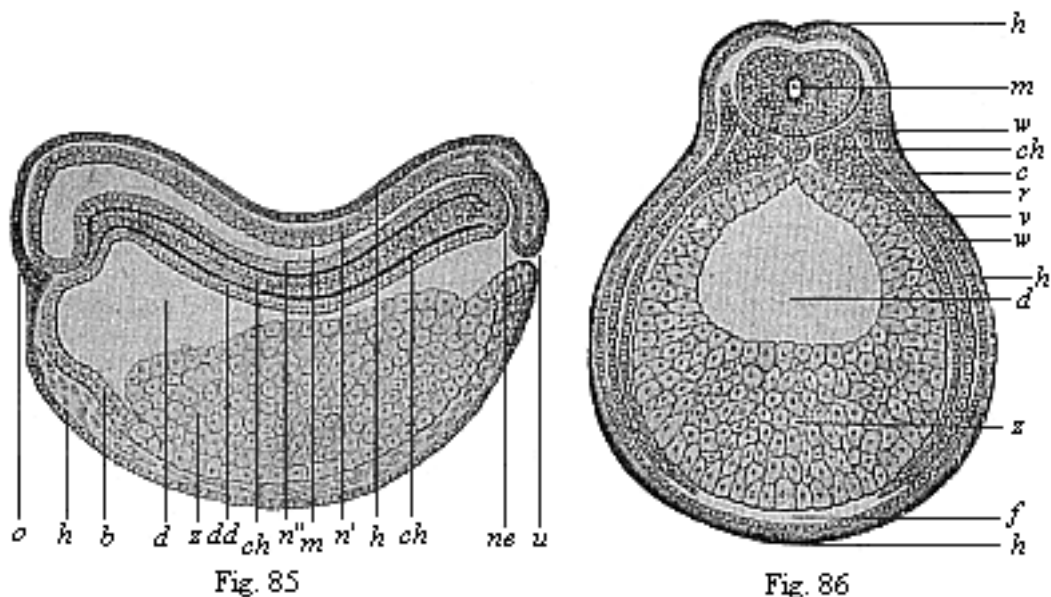


Рис. 85 и 86-Хордула **амфибий** (кольчатая гадюка). (Из *Гетте*.) Рис. 85 - срединный продольный разрез (вид слева), рис. 86 - поперечный разрез (слегка схематичный). Надписи как на рис. 83 и 84.

Я называю *хордулой* или *хорда-ларвой* эмбриональную стадию позвоночного организма, которую представляет собой личинка амфиокса в этот период (рис. 83, 84, в третьем периоде развития по Хатшеку). (Страбон и Плиний дают молодым личинкам рыб название "*кордула*" или "*кордилла*"). Я приписываю ему самое большое филогенетическое значение, поскольку он встречается у всех хордовых животных (как у тунникообразных, так и у позвоночных) в практически одинаковой форме. Хотя накопление пищевого желтка сильно изменяет форму хордулы у высших позвоночных, в основных чертах она остается неизменной во всех случаях. Во всех случаях нервная трубка (*m*) лежит на дорсальной стороне двустороннего червеобразного тела, кишечная трубка (*d*) - на вентральной, хорда (*chorda*) - между ними, на длинной оси, а мешочки с кишечником (*c*) - с каждой стороны. В каждом случае эти примитивные органы развиваются одинаково из зародышевых слоев, и те же самые органы всегда возникают из них в зрелом хордовом животном. Отсюда можно сделать вывод, согласно законам теории происхождения, что все эти хордовые, или хордаты (туникаты и позвоночные), происходят от древней общей предковой формы, которую мы можем назвать *Chordæa*. Мы должны рассматривать эту давно вымершую *Chordæa*, если бы она еще существовала, как особый класс нечленистых червей (*хордарий*). Особенно примечательно, что ни спинная нервная трубка, ни вентральная кишечная трубка, ни даже хорда, лежащая между ними, не имеют никаких следов сочленения или сегментации; даже две лобные кишки сначала не сегментированы (хотя у амфиокса они быстро разделяются на ряд частей путем поперечной складчатости). Эти онтогенетические факты имеют огромное значение для изучения тех предковых форм позвоночных, которые мы должны искать в группе

нечленистых вермалей. У этих древних хордовых половые железы были изначально половыми.

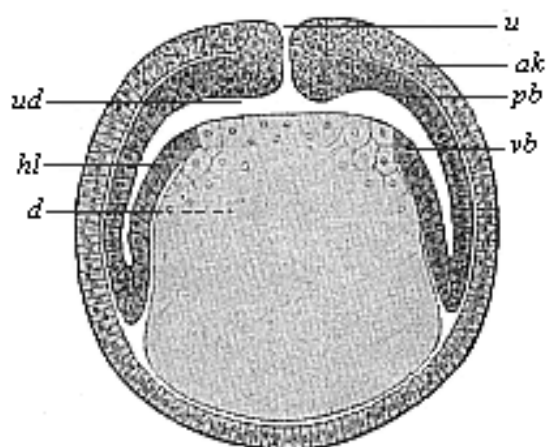


Fig. 87

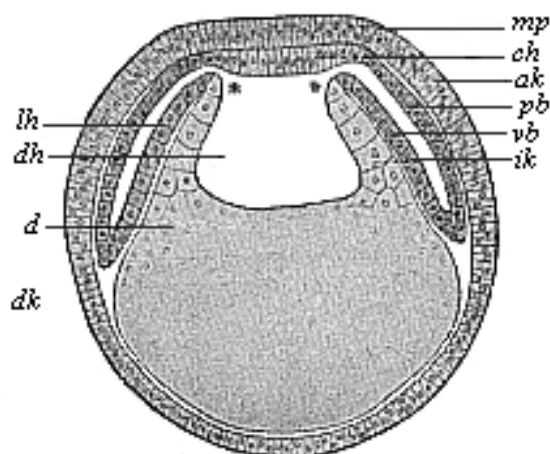


Fig. 88

Рис. 87 и 88 - Диаграммный **вертикальный разрез эмбрионов позвоночных**. (По Гертвигу.)

Рис. 87 - вертикальный разрез через примитивный рот, рис. 88 - вертикальный разрез перед примитивным ртом. *u* - примитивный рот, *ud* - примитивный кишечник. *d* - желток, *dk* - желточные ядра, *dh* - кишечная полость, *lh* - полость тела, *mp* - медуллярная пластинка, *ch* - хорда, *ak* и *ik* - наружный и внутренний зародышевые слои, *pb* - париетальный и *vb* - висцеральный мезобласт.

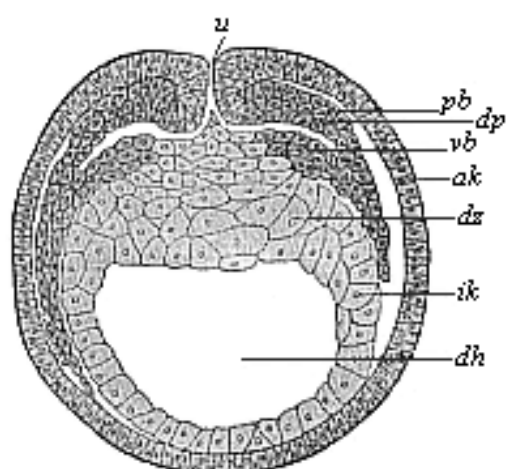


Fig. 89

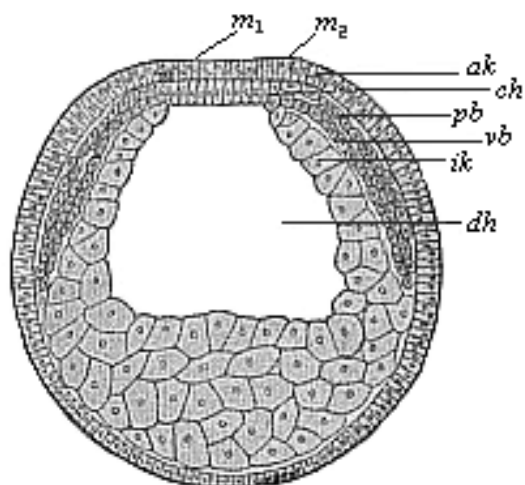


Fig. 90

Рис. 89 и 90 - Поперечный **разрез эмбрионов тритона**. (Из Гертвига.)

Рис. 89 - разрез через примитивный рот. Рис. 90, сечение перед примитивным ртом, *u* примитивный рот. *dh* - кишечная полость, *dz* желточные клетки, *dp* желточная пробка, *ak* наружный и *ik* внутренний зародышевый слой, *pb* париетальный и *vb* висцеральный средний слой, *t* медуллярная пластинка, *ch* хорда.

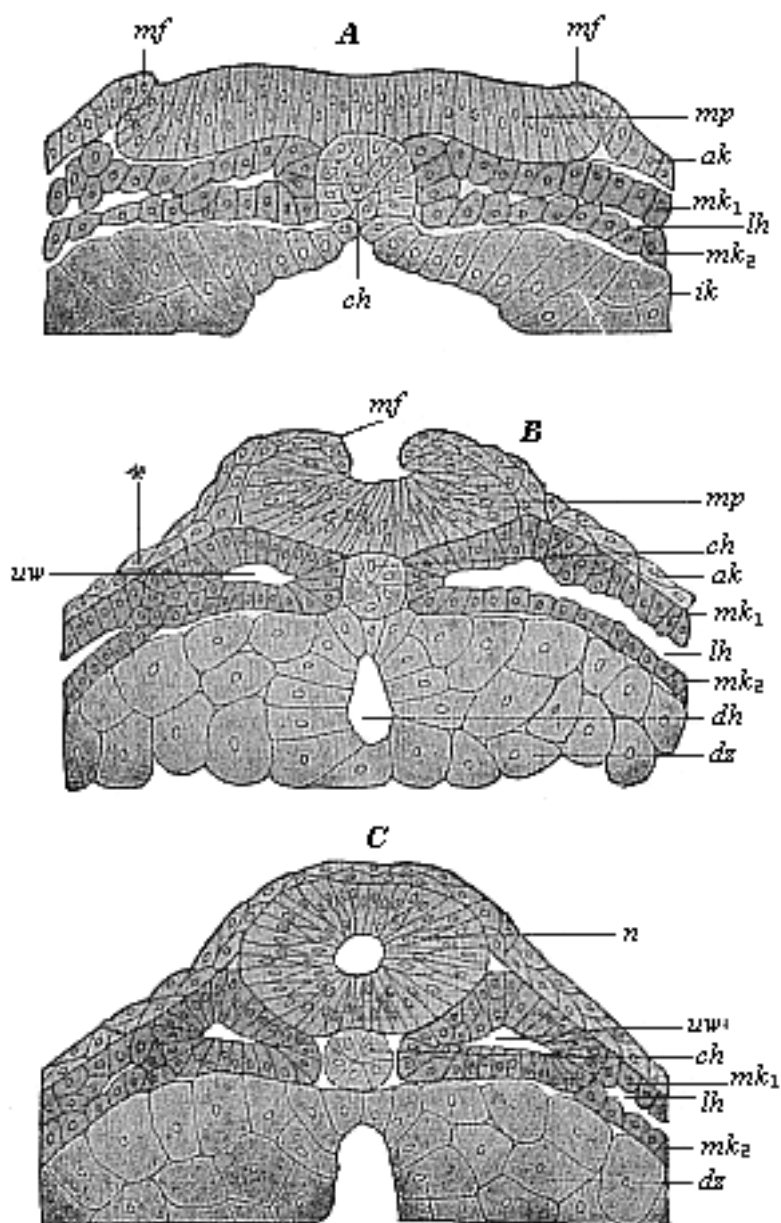


Рис. 91. А, В, С.- Вертикальный **разрез дорсальной части трех тритоновых эмбрионов**. (По Гертвигу.) На рис. А медуллярные выбухания (параллельные границы медуллярной пластинки) начинают подниматься; на рис. В они растут навстречу друг другу; на рис. В они соединяются и образуют медуллярную трубку. *mp* - медуллярная пластинка, *mf* - медуллярные складки, *n* - нервная трубка, *ch* - хорда, *lh* - полость тела, *mk₁* и *mk₂* - париетальные и висцеральные мезобласты, *uv* - примитивно-сегментарные полости, *ak* - эктодерма, *ik* - энтодерма, *dz* - желточные клетки, *dh* - кишечная полость.

С эволюционной точки зрения лобные ямки в любом случае старше хорды, так как они развиваются так же, как и хордовые, у ряда беспозвоночных, не имеющих хорды (например, *Sagitta*, рис. 76-78). Более того, у амфиокса первые очертания хорды появляются позже, чем очертания тельца-саксы. Следовательно, согласно биогенетическому закону, мы должны предположить наличие особой промежуточной формы между гастролой и хордулой, которую мы назовем *ломулой* - нечленистым, червеобразным телом с примитивным кишечником, примитивным ртом, двойной полостью тела, но без хорды. Эта эмбриональная форма, двусторонняя *coelomula* (рис. 81), в свою очередь, может рассматриваться как

онтогенетическое воспроизведение (поддерживаемое наследственностью) древней предковой формы *coelomaria*, *Cœlomæa* (см. главу XX).

У *Sagitta* и других червеобразных животных два *coelom-pouches* (предположительно гонады или половые железы) разделены полной срединной перегородкой, спинной и брюшной брыжейкой (рис. 78 *dm, vm*); но у позвоночных сохраняется только верхняя часть этой вертикальной перегородки, которая образует спинную брыжейку. Эта брыжейка впоследствии принимает форму тонкой мембраны, которая прикрепляет висцеральную трубку к хорде (или позвоночному столбу). На нижней стороне висцеральной трубки сливаются между собой лобные мешки, их внутренние или срединные стенки разрушаются и исчезают. Тело-полость образует единое простое углубление, в котором кишечник совершенно свободен или только прикреплен к спинной стенке посредством брыжейки.

Развитие полости тела и формирование *хордулы* у высших позвоночных, как и у *гаструлы*, в основном изменяется под давлением пищевого желтка на эмбриональные структуры, что заставляет его заднюю часть дисковидно расширяться. Эти ценогенетические модификации кажутся настолько значительными, что еще двадцать лет назад эти важные процессы были совершенно непонятны. Обычно считалось, что полость тела у человека и высших позвоночных обусловлена делением простого среднего слоя, а последний возникает путем расщепления одного или обоих первичных зародышевых слоев. Истина наконец-то стала известна благодаря сравнительному эмбриологическому исследованию Гертвигов. В своей "*Теории хорды*" (1881) они показали, что все позвоночные являются настоящими энтероцеями и что в каждом случае пара хордовых развивается из примитивной кишки путем складывания. Таким образом, ценогенетические формы *хордулы* краниотов должны быть выведены из палингенетической эмбриологии амфиокса тем же способом, который я ранее доказал для их форм *гаструлы*.

Главное различие между клоакой акрании (*амфиокса*) и других позвоночных (с черепами-краниотами) заключается в том, что две клоачные складки примитивной кишки у первых представляют собой полые пузырьки, заполненные жидкостью, а у вторых - пустые мешочки, слои которых (внутренний и наружный) смыкаются друг с другом. В просторечии мы до сих пор называем мешочек или карман именно так, независимо от того, полон он или пуст. В онтогенезе все по-другому; в некоторой нашей эмбриологической литературе обычная логика не имеет большого значения. Во многих руководствах и крупных трактатах по этой науке доказывается, что везикулы, мешочки или пакеты заслуживают такого названия только тогда, когда они раздуты и заполнены прозрачной жидкостью. Когда же они не заполнены (например, когда примитивная кишка *гаструлы* заполнена желчью или когда стенки пустых карманов-желудков прижаты друг к другу), эти везикулы уже не полости, а "твердые структуры".

Накопление пищевого желтка в вентральной стенке примитивного кишечника (рис. 85, 86) - вот та простая причина, которая превращает мешковидные тельца-пузырьки акраний в листовидные тельца-стрехи краниотов. Чтобы убедиться в этом, нам достаточно сравнить, вместе с Гертвигом, палингенетическую лому амфиокса (рис. 80, 81) с соответствующей кеногенетической формой амфибий (рис. 89-90), и построить простую схему, соединяющую их (рис. 87, 88). Если представить, что вентральная половина примитивной стенки кишечника у эмбриона амфиокса (рис. 79-84) заполнена пищевым желтком, то везикулярные карманы-почки (*lh*) должны быть сжаты этим и вынуждены расширяться в виде тонкой двойной пластинки между стенкой кишечника и телом (рис. 86, 87). Это расширение происходит в направлении вниз и вперед. Они не связаны напрямую с этими двумя стенками. Настоящая непрерывная связь между двумя средними слоями и первичными зародышевыми слоями

находится прямо сзади, в области примитивного рта (рис. 87 *u*). В этом важном месте находится источник эмбрионального развития (*бластокрена*), или "зона роста", из которой первоначально исходит келомация (а также гастрюляция).

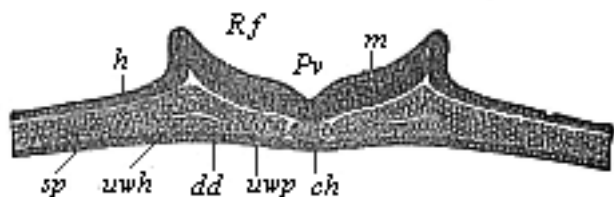


Рис. 92 - Поперечный **разрез хордулы-эмбриона птицы** (из куриного яйца в конце первого дня инкубации). (Из Келликера.) Роговая пластинка (эктодерма), *m* медуллярная пластинка, *Rf* дорсальные складки того же слоя, *Pv* медуллярная борозда, *ch* хорда, *uwp* срединная (внутренняя) часть среднего слоя (срединная стенка кардиомиоцитов), *sp* латеральная (наружная) часть того же слоя, или латеральные пластинки, *uwh* структура тела-полости, *dd* слой кишечной железы.

Гертвигу даже удалось показать в зародышевом тельце водной саламандры (*Triton*), между первыми структурами двух средних слоев, реликт тела-полости, который представлен в диаграммной переходной форме (рис. 87, 88). В разрезах как через сам примитивный рот (рис. 89), так и перед ним (рис. 90) два средних слоя (*pb* и *vb*) расходятся друг от друга и раскрывают две телесные впадины в виде узких расщелин. У самого примитивного рта (рис. 90 *u*) мы можем проникнуть в них извне. Только здесь, на границе примитивного устья, мы можем показать непосредственный переход двух средних слоев в два ограничительных или первичных зародышевых слоя.

Строение хорды также имеет те же особенности у этих зародышей амфибий (рис. 91), что и у амфиокса (рис. 79-82). Он возникает из энтодермы, которая образует среднюю дорсальную линию примитивной кишки, и занимает пространство между плоскими тельцами (рис. 91 *A*). В то время как нервный центр формируется здесь, в средней линии спины, и отделяется от эктодермы в виде "медуллярной трубки", в это же время, непосредственно под ней, происходит отделение хорды от энтодермы (рис. 91 *A, Б, В*). Под хордой образуется (из вентральной энтодермической половины гастрюлы) постоянная кишечная или висцеральная полость (*энтерон*) (рис. 91 *Б, Дх*). Это происходит путем слияния под хордой по средней линии двух дорсальных боковых границ кишечно-железистого слоя (*ik*), которые ранее были разделены хордальной пластинкой (рис. 91 *A, ch*); теперь они одни образуют одежду висцеральной полости (*dh*) (энтеродерма, рис. 91 *С*). Все эти важные изменения происходят сначала в передней, или головной, части зародыша и распространяются оттуда назад; здесь, на заднем конце, в области примитивного рта, важная граница рта (или *properistoma*) долгое время остается источником развития или зоной нового строительства, в дальнейшем построении организма. Достаточно внимательно сравнить приведенные иллюстрации (рис. 85-91), чтобы убедиться в том, что кеногенетическая келомация амфибий может быть выведена непосредственно из палингенетической формы акрании (рис. 79-84).

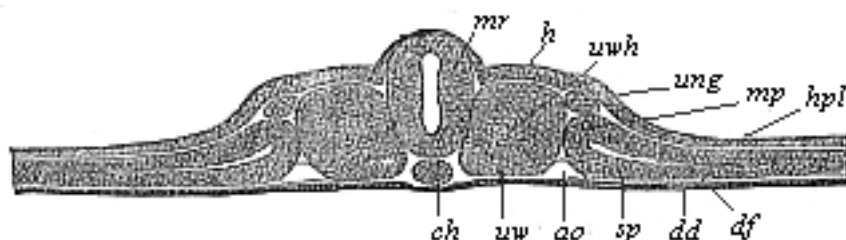


Рис. 93 - Поперечный **разрез позвоночного эмбриона птицы** (из куриного яйца на второй день инкубации). (Из *Келликера*.) Роговая пластинка, мр-медуллярная трубка, хорда, *uw* примитивные сегменты, *uwh* примитивно-сегментная полость (срединный реликт лонного сочленения), *sp* латеральная лонная щель, *hpl* кожно-волоknистый слой, *df* кишечно-волоknистый слой, *ung* примитивно-почечный проход, *ao* примитивная аорта, *dd* кишечно-железистый слой.

Тот же принцип действует и у амниот, рептилий, птиц и млекопитающих, хотя в этом случае процессы клоакирования более изменены и их труднее идентифицировать из-за колоссального накопления пищевого желтка и соответствующего заметного уплощения зародышевого диска. Однако, поскольку вся группа амниот сравнительно поздно развилась из класса амфибий, их келомация также должна быть непосредственно связана с таковой последних. Это действительно возможно; даже старые иллюстрации демонстрируют существенную идентичность черт. Так, сорок лет назад Келлиker в первом издании своей "*Эмбриологии человека*" (1861) привел несколько срезов куриного эмбриона, особенности которого можно было сразу же свести к уже описанным и объясненным в смысле теории *celom*-теории Гертвига. На разрезе эмбриона в вылупившемся курином яйце к концу первого дня инкубации в середине спинной поверхности видна широкая эктодермальная срединная борозда (рис. 92 *Rf*), а под ней - середина хорды (*ch*) и с каждой стороны от нее по паре широких мезодермальных слоев (*sp*). Они окружают узкое пространство или расщелину (*uwh*), которая есть не что иное, как структура тела-полости. Два слоя, которые ее окружают - верхний париетальный слой (*hpl*) и нижний висцеральный слой (*df*) - прижаты друг к другу снаружи, но хорошо различимы. Это становится еще яснее немного позже, когда медуллярная борозда замыкается в нервную трубку (рис. 93 *mr*).

Особое значение имеет тот факт, что и здесь четыре вторичных зародышевых слоя уже резко выражены и легко отделяются друг от друга. Есть только одна очень ограниченная область, в которой они связаны и фактически переходят друг в друга; это область примитивного рта, который у амниот сужен в дорсальную продольную расщелину, примитивную борозду. Две боковые границы губы образуют *примитивную полосу*, которая давно признана важнейшим эмбриональным источником и отправной точкой дальнейших процессов. Сечения через эту примитивную полосу (рис. 94 и 95) показывают, что два первичных зародышевых слоя на ранней стадии (в дисковидной гастреле цыпленка, через несколько часов после инкубации) врастают в примитивную полосу (*x*), а два средних слоя выходят из этой утолщенной осевой пластинки (*y*) справа и слева между первыми. Видно, что пластины слоев тельца, париетальный кожно-волоknистый слой (*m*) и висцеральный кишечно-волоknистый слой (*f*), еще тесно прижаты друг к другу и расходятся только позже, образуя полость тела. Между внутренними границами двух плоских карманов лежит хорда (рис. 95 *x*), которая здесь снова развивается из средней линии дорсальной стенки примитивной кишки.

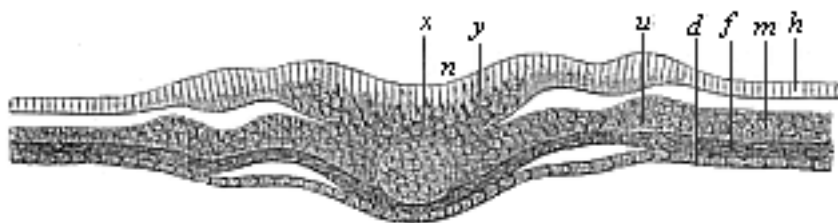


Fig. 94

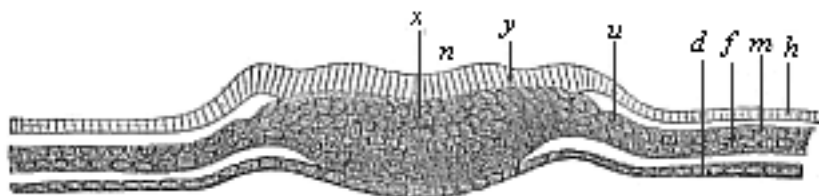


Fig. 95

Рис. 94 и 95 - Поперечный **разрез примитивного ствола (примитивного рта) птенца**. Рис. 94 - через несколько часов после начала инкубации, рис. 95 - чуть позже. (Из Вальдейера.)

Роговая пластинка, *n* нервная пластинка, *m* слой кожных волокон, *f* слой кишечных волокон, *d* слой кишечных желез, *u* примитивная полоска или осевая пластинка, в которой встречаются все четыре зародышевых слоя, *x* структура хорды, *y* область поздних примитивных почек.

У позвоночных животных процесс клоаки происходит точно так же, как у птиц и рептилий. Этого следовало ожидать, поскольку характерная для млекопитающих гастрюляция произошла от гастрюляции рептилий. В обоих случаях из сегментированной яйцеклетки возникает дисковидная гастрюла с примитивной полоской - двухслойный зародышевый диск с длинным и маленьким задним примитивным ртом. И здесь два первичных зародышевых слоя непосредственно соединяются (рис. 96 *pr*) только вдоль примитивной полоски (в месте сгиба бластулы), а из этого места (границы примитивного рта) справа и слева между предыдущими вырастают средние зародышевые слои (*mk*). На прекрасной иллюстрации зародышевой оболочки кролика, которую дал нам Ван Бенеден (рис. 96), хорошо видно, что каждый из четырех вторичных зародышевых слоев состоит из одного слоя клеток.

Наконец, мы должны отметить, как факт, имеющий огромное значение для нашей антропогении и представляющий большой общий интерес, что четырехслойная тельцевая оболочка человека имеет точно такое же строение, как и у кролика (рис. 96). Вертикальный разрез, сделанный графом Шпее через примитивное устье или полоску зародышевого диска очень молодого человека (рис. 97), ясно показывает, что и здесь четыре вторичных зародышевых слоя неразрывно связаны только у примитивной полоски и что здесь также два уплощенных *œlom-pouches* (*mk*) простираются вправо и влево от примитивного устья между внешним и внутренним зародышевыми слоями. В этом случае средний зародышевый слой также состоит из двух отдельных пластов клеток - париетального (*pr*) и висцерального (*vi*) мезобластов.

Эти согласующиеся результаты лучших исследований последнего времени (подтвержденные наблюдениями ряда ученых, которых я не перечислил) доказывают единство позвоночного ствола в отношении келомации, не менее чем гастрюляции. В обоих отношениях бесценный амфиокс - единственный выживший представитель акрании - оказывается оригинальной моделью, сохранившей для нас в палингенетической форме

благодаря цепкой наследственности эти важнейшие эмбриональные процессы. Из этой первичной модели строения мы можем кеногенетически вывести все эмбриональные формы других позвоночных, краниоты, путем вторичных модификаций. Мой тезис об универсальном формировании гастролы путем складывания бластулы теперь четко доказан для всех позвоночных; так же как и тезис Гертвига о происхождении средних зародышевых слоев путем складывания пары зародышевых ямок, которые появляются на границе примитивного рта. Подобно тому, как теория гастролы объясняет происхождение и идентичность двух первичных слоев, так и теория *œlom* объясняет происхождение четырех вторичных слоев. Точкой отсчета всегда является *properistoma*, граница первоначального примитивного устья гастролы, на которой два первичных слоя переходят друг в друга.

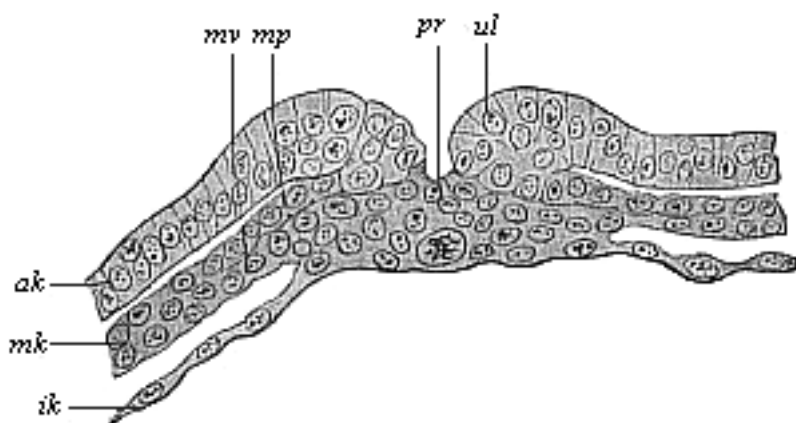


Рис. 96 - Поперечный **разрез примитивного желобка (или примитивного устья) кролика.** (Из Ван Бенедена.) *pr* примитивный рот, *ul* губы того же (примитивные губы), *ak* и *ik* наружный и внутренний зародышевые слои, *mk* средний зародышевый слой, *tr* париетальный слой, *mv* висцеральный слой мезодермы.

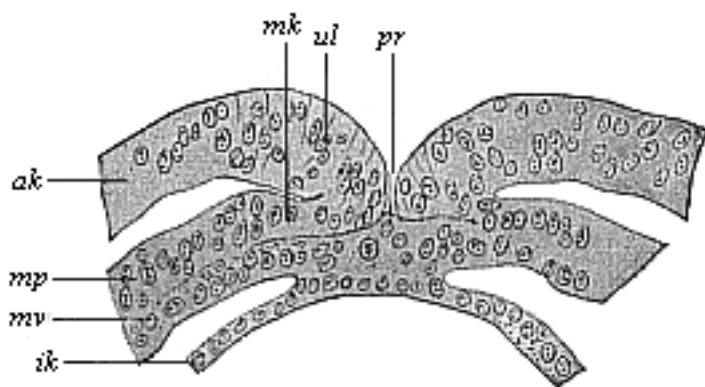


Рис. 97 - Поперечный **разрез примитивного рта (или желобка) человеческого эмбриона** (на стадии *œlomula*). (Из графа Шпее.) *pr* примитивный рот, *ul* губы (примитивные складки), *ak* и *ik* наружный и внутренний зародышевые слои, *mk* средний слой, *tr* париетальный слой, *mv* висцеральный слой мезобластов.

Кроме того, хлонула важна как непосредственный источник хордулы - эмбрионального воспроизведения древней, типичной, нечленистой, червеобразной формы, имеющей осевую хорду между дорсальной нервной и вентральной кишечной трубками. Эта поучительная хордула (рис. 83-86) служит ценным подспорьем для нашей филогении; она указывает на тот важный момент в нашей стволовой истории, когда ствол хордонии

(туникаты и позвоночные) навсегда отделился от дивергентных стволов других метазоа (членистоногие, иглокожие и моллюски).

Я могу высказать здесь свое мнение, в форме хордеа-теории, что характерная хордула-лярва хордони в действительности имеет такое большое значение - она является типичным воспроизведением (сохраненным наследственностью) древней общей формы стебля всех позвоночных и туникат, давно вымершей *хордеи*. Мы вернемся в главе XX к этим червеобразным предкам, которые выделяются как светлые точки в туманной стволовой истории беспозвоночных предков нашей расы.

Глава XI. ПОЗВОНОЧНЫЙ ХАРАКТЕР ЧЕЛОВЕКА

Изучение важных эмбриональных форм, которые мы называли цитулой, морулой, бластулой, гастролой, хлomuлой и хордулой, позволило нам занять несколько прочных мест в лабиринте нашего индивидуального развития. Но перед нами все еще стоит трудная задача вывести сложный каркас человеческого тела со всеми его различными частями, органами, членами и т. д. из простой формы хордулы. Ранее мы уже рассматривали происхождение этой четырехслойной эмбриональной формы из двухслойной гастролы. Два первичных зародышевых слоя, из которых состоит все тело гастролы, и два средних слоя хордулы, развивающиеся между ними, - это четыре простых клеточных пласта, или эпителия, которые одни только и образуют сложное тело человека и высших животных. Разобраться в этой конструкции настолько сложно, что сначала мы обратимся к собеседнику, который поможет нам выйти из многих затруднений.

Таким помощником является наука сравнительная анатомия. Ее задача - путем сравнения полностью развитых телесных форм у различных групп животных познать общие законы организации, по которым построено тело; в то же время она должна определить родство различных групп, критически оценивая степени различия между ними. Раньше эта работа задумывалась в телеологическом смысле, и в фактической целенаправленной организации животных пытались найти следы замысла Творца. Но со времени утверждения теории происхождения сравнительная анатомия стала гораздо глубже; теперь ее философская цель - объяснить разнообразие органических форм адаптацией, а их сходство - наследственностью. В то же время она должна распознать в оттенках различий форм степень кровного родства и попытаться построить родословное древо животного мира. Таким образом, сравнительная анатомия вступает в самые тесные отношения со сравнительной эмбриологией, с одной стороны, и с наукой о классификации - с другой.

Теперь, когда мы спрашиваем, какое место занимает человек среди других организмов согласно новейшему учению сравнительной анатомии и классификации, и как определяется место человека в зоологической системе путем сравнения зрелых телесных форм, мы получаем очень определенный и значительный ответ; и этот ответ дает нам чрезвычайно важные выводы, позволяющие понять эмбриональное развитие и его эволюционное значение. Со времен Кювье и Бэра, после огромного прогресса, достигнутого в первые десятилетия XIX века этими двумя великими зоологами, в целом преобладает мнение, что все животное царство может быть распределено на небольшое количество больших подразделений или типов. Типами они называются потому, что в каждом из этих больших отделов постоянно сохраняется определенная типичная или характерная структура. С тех пор как мы применили теорию происхождения к этой доктрине типов, мы узнали, что этот

общий тип является результатом наследственности; все животные одного типа являются кровными родственниками, или членами одного ствола, и могут быть прослежены до общей предковой формы. Кювье и Бэр выделили четыре таких типа: позвоночные, членистоногие, моллюски и лучеперые. Первые три из них сохранились до сих пор и могут рассматриваться как естественные филогенетические единства, как стебли или *филы* в смысле теории происхождения. Совсем иначе обстоит дело с четвертым типом - радиатами. Эти животные, малоизвестные еще в начале девятнадцатого века, были сделаны как бы дровосеком, в который были брошены все низшие животные, не принадлежащие к трем другим типам. По мере более близкого знакомства с ними в течение последних шестидесяти лет выяснилось, что среди них следует различать от четырех до восьми различных типов. Таким образом, общее число стеблей или фил животных было доведено до восьми или двенадцати (см. главу XX).

Эти двенадцать стеблей животного царства, однако, отнюдь не являются координатными и независимыми типами, но имеют определенные отношения, частично подчиненные, друг к другу, и очень разное филогенетическое значение. Поэтому их нельзя располагать просто в ряд друг за другом, как это обычно делалось до тридцати лет назад и до сих пор делается в некоторых руководствах. Мы должны распределить их по трем подчиненным основным группам, имеющим совершенно разное значение, и расположить различные стебли филогенетически по принципам, которые я изложил в своей *монографии о губках* и развил в "*Исследовании теории гастрей*". Прежде всего, мы должны отличить одноклеточных животных (*простейших*) от многоклеточных тканеобразующих (*метазоа*). Только у последних наблюдаются такие важные процессы, как сегментация и гастрюляция; только у них есть примитивный кишечник, формируются зародышевые слои и ткани.

Метазоа, тканевые или кишечнополостные животные, делятся на две основные части, в зависимости от того, развита или нет полость тела между первичными зародышевыми слоями. Мы можем назвать их *coelenteria* и *coelomaria*, первые часто также называются *зоофитами* или *coelenterata*, а вторые - *билатеральными*. Это деление тем важнее, что у тельцевых (без тельца) нет ни крови, ни кровеносных сосудов, ни анального отверстия. У клематисов (с полостью тела), как правило, есть анальное отверстие, а также кровь и кровеносные сосуды. В отряде клематисов четыре стебля: гастроцеады ("примитивно-кишечные животные"), губки, книдарии и платоды. В отряде клематисов можно выделить шесть стеблей: вермалии, расположенные внизу, представляют собой общую группу стеблей (произошедшую от платодов), из которых развились пять других типичных стеблей клематисов - моллюски, иглокожие, членистоногие, туникаты и позвоночные.

Человек по своему строению является истинным позвоночным и развивается из оплодотворенной яйцеклетки таким же характерным способом, как и другие позвоночные. Не может быть ни малейшего сомнения ни в этом фундаментальном факте, ни в том, что все позвоночные образуют естественное филогенетическое единство, единый стебель. Все представители этого ствола, от амфиокса и циклостомы до обезьян и человека, имеют одинаковое расположение, связь и развитие центральных органов и возникают одинаковым образом из общей эмбриональной формы хордулы. Не вдаваясь в сложный вопрос о происхождении этого стебля, мы должны подчеркнуть тот факт, что стебель позвоночных не имеет прямого родства с пятью из десяти других стеблей; эти пять изолированных фил - губки, книдарии, моллюски, членистоногие и иглокожие. С другой стороны, существуют важные и, в некоторой степени, тесные филогенетические связи с другими пятью стеблями - простейшими (через *амфобæ*), гастрюлятами (через *бластулу* и *гаструлу*), платодами и вермалиями (через *хломулу*) и туниками (через *хордулу*).

Как объяснить эти филогенетические связи при нынешнем состоянии наших знаний и какое место отводится позвоночным в древе предков животных, будет рассмотрено позже (глава XX). Пока же наша задача состоит в том, чтобы сделать более понятным позвоночный характер человека и особенно указать на главные особенности организации, благодаря которым позвоночный ствол глубоко отделен от остальных одиннадцати стволов животного царства. Только после этих сравнительно-анатомических соображений мы сможем приступить к решению трудного вопроса эмбриологии. Развитие даже самого простого и низшего позвоночного из простой хордулы (рис. 83-86) настолько сложно и трудно проследить, что необходимо понять органические особенности полностью сформировавшегося позвоночного, чтобы уловить ход его эмбриональной эволюции. Но в равной степени необходимо в этом общем анатомическом описании позвоночного тела ограничить наше внимание существенными фактами и пройти мимо всего несущественного. Поэтому, давая сейчас идеальное анатомическое описание главных особенностей позвоночного и его внутренней организации, я опускаю все второстепенные моменты и ограничиваюсь самыми важными характеристиками.

Разумеется, читателю покажется важным многое, что в свете сравнительной анатомии и эмбриологии представляет лишь второстепенный интерес, а то и вовсе не имеет значения. Например, череп и позвоночный столб, а также конечности в этом смысле несущественны. Действительно, эти части очень важны *физиологически*; но для *морфологической* концепции позвоночного они не существенны, потому что встречаются только у высших, а не у низших позвоночных. У низших позвоночных нет ни черепа, ни позвонков, ни конечностей, ни конечностей. Даже человеческий эмбрион проходит стадию, на которой у него нет ни черепа, ни позвонков; туловище довольно простое, а от рук и ног еще не осталось и следа. На этой стадии развития человек, как и все остальные высшие позвоночные, по сути, похож на простейшую позвоночную форму, которую мы сейчас находим только в одном живом экземпляре. Это одно простейшее позвоночное, которое заслуживает самого пристального изучения - несомненно, самое интересное из всех позвоночных после человека, - знаменитый ланцетник или амфиокс, о котором мы уже часто упоминали. Поскольку в дальнейшем мы будем изучать его более подробно (главы XVI и XVII), здесь я сделаю лишь одно или два мимолетных замечания.

Амфиокс живет, зарывшись в морской песок, имеет длину около одного-двух дюймов и, когда полностью развивается, имеет форму очень простого, длинного, похожего на ланцет листа; отсюда и его название - ланцетник. Узкое тело сжато с обеих сторон, почти одинаково заостренное на переднем и заднем концах, без каких-либо следов внешних придатков или сочленений тела на голову, шею, грудь, брюшко и т. д. Вся его форма настолько проста, что первый первооткрыватель принял его за голую улитку. Лишь много позже - полвека назад - это крошечное существо было изучено более тщательно и оказалось настоящим позвоночным. Более поздние исследования показали, что оно имеет огромное значение для сравнительной анатомии и онтогении позвоночных, а значит, и для филогении человека. Амфиокс раскрывает великую тайну происхождения позвоночных от беспозвоночных вермалий, а по своему развитию и строению напрямую связан с некоторыми низшими туникатами, асцидиями.

Когда мы делаем несколько разрезов тела амфиокса, во-первых, вертикальные продольные разрезы через все тело от конца до конца, а во-вторых, поперечные разрезы справа налево, мы получаем анатомические картины чрезвычайной поучительности (ср. рис. 98-102). В основном они соответствуют идеалу, который мы формируем с помощью сравнительной анатомии и онтогении, о примитивном типе или строении позвоночного - давно вымершей

форме, которой обязан своим происхождением весь стебель. Поскольку мы считаем, что филогенетическое единство позвоночного ствола не подлежит сомнению, и предполагаем общее происхождение от примитивной стволовой формы для всех позвоночных, от амфиокса до человека, мы вправе составить определенное морфологическое представление об этом примитивном позвоночном (*Prospondylus* или *Vertebræa*). Достаточно представить несколько незначительных и несущественных изменений в реальных срезах амфиокса, чтобы получить идеальную анатомическую фигуру или схему примитивного позвоночного, как мы видим на рис. 98-102. Амфиокс настолько мало отходит от этой примитивной формы, что мы можем, в определенном смысле, назвать его модифицированным "примитивным позвоночным" ^[24].

[24] Идеальная фигура позвоночного, представленная на рис. 98-102, - это гипотетическая схема или диаграмма, построенная в основном на примере амфиокса, но с определенным вниманием к сравнительной анатомии и онтогенезу асцидии и аппендикулярии, с одной стороны, и циклостомы и селяхии - с другой. Эта схема не претендует на "точное изображение", а является лишь попыткой гипотетической реконструкции неизвестной и давно вымершей стволовой формы позвоночных, идеального "архетипа".

Внешняя форма нашего гипотетического примитивного позвоночного была очень простой и, вероятно, более или менее похожей на форму ланцетника. Двустороннее или двусторонне-симметричное тело вытянуто в длину и сжато по бокам (рис. 98-100), овальное в сечении (рис. 101, 102). Внешние сочленения и внешние придатки в виде конечностей, ног или плавников отсутствуют. С другой стороны, разделение тела на две части - голову и туловище - у *Prospondylus*, вероятно, было более четким, чем у его малоизмененного предка - амфиокса. У обоих животных передняя, или головная, половина тела содержит органы, отличные от туловища, причем на дорсальной стороне они отличаются от вентральных. Поскольку это важное разделение встречается даже у морской косатки, замечательного беспозвоночного, родственного позвоночным, мы можем предположить, что оно было и у прохордони, общего предка обоих видов. Он также очень ярко выражен у молодых личинок циклостомы; этот факт особенно интересен, поскольку эта палингенетическая личиночная форма в других отношениях также является важным связующим звеном между высшими позвоночными и акранией.

Голова акрании, или передняя половина тела (как у настоящего амфиокса, так и у идеального проспондилуса), содержит ветвистый (жаберный) кишечник и сердце в вентральной части и мозг и органы чувств в дорсальной части. Туловище, или задняя половина тела, содержит печеночный (печеночный) кишечник и половые железы в вентральной части, а спинной мозг и большинство мышц - в дорсальной части.

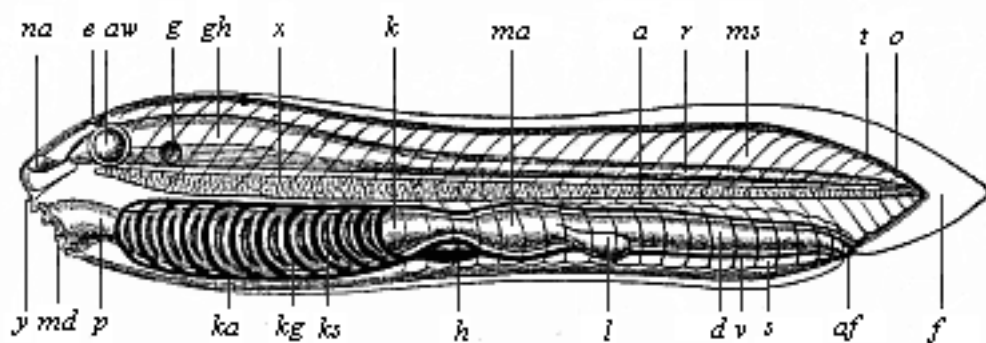


Fig. 98

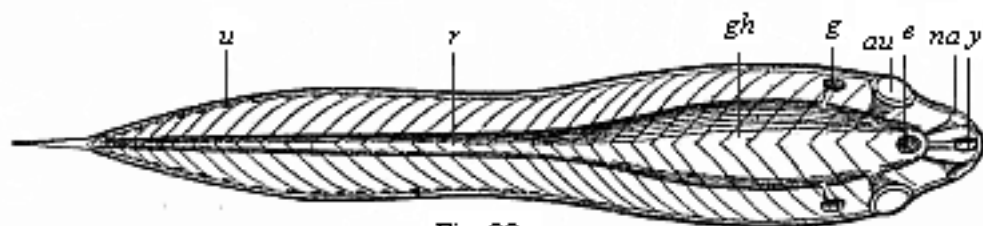


Fig. 99

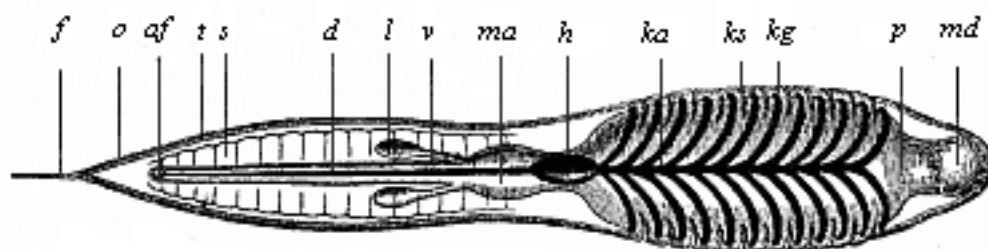


Fig. 100

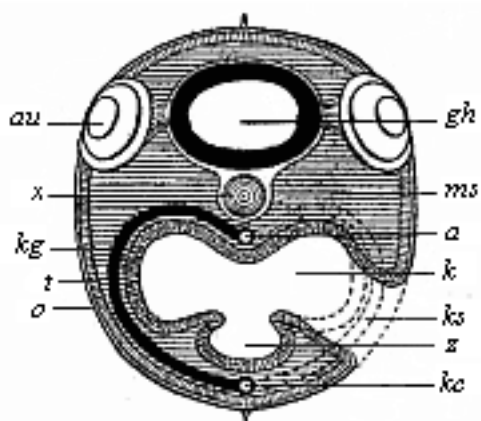


Fig. 101

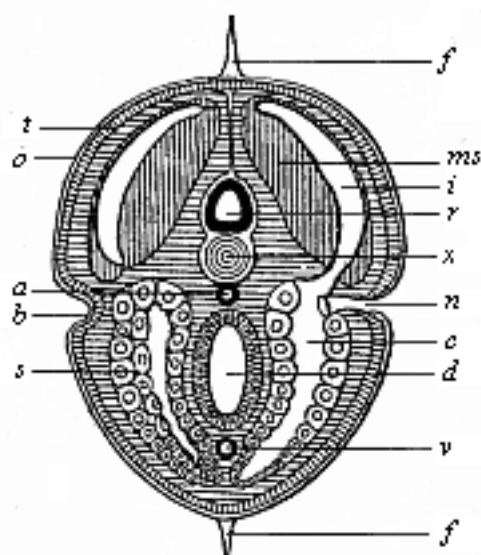


Fig. 102

Рис. 98-102. **Идеальное примитивное позвоночное (проспондилус). Схема.** Рис. 98 вид сбоку (слева). Рис. 99 вид сзади. Рис. 100 вид спереди. Рис. 101 поперечный разрез через голову (слева - через жаберные отверстия, справа - через жаберные щели). Рис. 102 поперечный разрез туловища (справа поражен пропочечный канал). *a* аорта, *af* анус, *au* глаз, *b* боковая борозда (примитивный почечный отросток), *c* *o*eloma (полость тела), *d* тонкая кишка, *e* теменной глаз (эпифиз), *f* плавниковая граница кожи, *g* слуховой пузырек, *gh* мозг, *h* сердце, *i* мышечная полость (дорсальный почечный мешок), *k* жаберная кишка, *ka* жаберная

артерия, *kg* жаберная дуга, *ks* жаберные дуги, *l* печень, *ma* желудок, *md* рот, *ms* мышцы, *na* нос (обонятельная яма), *n* почечные каналы, *u* отверстия их, *o* наружная кожа, *p* пищевод, *r* спинной мозг, *a* половые железы (гонады), *t* кориум, *u* почечные отверстия (поры боковой борозды), *v* висцеральная вена (главная вена). *x* хорда, *y* гипофиз (мочевой придаток), *z* пищеводная борозда или жаберная борозда (гипобранхиальная борозда).

На продольном разрезе идеального позвоночного (рис. 98) мы имеем в середине тела тонкий и гибкий, но жесткий цилиндрический стержень, заостренный на обоих концах (*ch*). Он проходит по всей длине через середину тела и образует в качестве центральной скелетной оси первоначальную структуру позднейшего позвоночного столба. Это осевой стержень, или *хорда дорсалис*, называемый также *хордой позвонков*, *позвоночным шнуром*, *осевым шнуром*, *дорсальным шнуром*, *нотохордой*, или, кратко, *хордой*. Этот твердый, но гибкий и эластичный осевой стержень состоит из хрящевой массы клеток и образует внутренний осевой скелет или центральный каркас тела; он встречается только у позвоночных и тунникообразных, ни у каких других животных. Как первая структура позвоночного столба он имеет одинаковое коренное значение у всех позвоночных, от амфиокса до человека. Но только у амфиокса и циклостомы осевой стержень сохраняет свою простейшую форму на протяжении всей жизни. У человека и всех высших позвоночных он встречается только в раннем эмбриональном периоде, а затем заменяется сочлененным позвоночным столбом.

Осевой стержень, или хорда, - это реальная твердая главная ось тела позвоночных, которая в то же время соответствует идеальной длинной оси и служит для того, чтобы с определенной уверенностью ориентировать нас в направлении главных органов. Итак, возьмем позвоночное тело в его первоначальном, естественном положении, при котором длинная ось лежит горизонтально, спинной стороной вверх, а брюшной - вниз (рис. 98). Когда мы делаем вертикальный разрез по всей длине этой длинной оси, тело разделяется на две равные и симметричные половины, правую и левую. В каждой половине мы имеем *первоначально* одни и те же органы в одинаковом расположении и соединении; только их расположение по отношению к вертикальной плоскости сечения, или срединной плоскости, в точности обратное: левая половина является отражением правой. Мы называем эти две половины *антимерами* (противоположными частями). В вертикальной плоскости сечения, разделяющей две половины, сагиттальная ("стрелка") ось, или "дорсовентральная ось", проходит от спины к животу, соответствуя сагиттальному шву черепа. Но когда мы проводим горизонтальный продольный разрез через хорду, все тело делится на дорсальную и вентральную половины. Линия сечения, проходящая через тело справа налево, - это поперечная, фронтальная или латеральная ось.

Две половины тела позвоночных, разделенные этой горизонтальной поперечной осью и хордой, имеют совершенно разные признаки. Спинная половина - это в основном животная часть тела, в которой находится большая часть так называемых животных органов, нервная система, мышечная система, костная система и т. д. - инструменты движения и ощущений. Вентральная половина является по сути вегетативной половиной тела и содержит большую часть вегетативных органов позвоночного, висцеральную и сосудистую системы, половую систему и т. д. - инструменты питания и размножения. Поэтому при построении спинной половины задействован в основном наружный, а при построении брюшной половины - внутренний зародышевый слой. Каждая из двух половин развивается в форме трубки и окружает полость, в которой находится еще одна трубка. В дорсальной половине находится узкая полость позвоночного столба или позвоночный канал *над* хордой, в котором лежит трубкообразная центральная нервная система - медуллярная трубка. Вентральная половина

содержит гораздо более просторную висцеральную полость или полость тела *под* хордой, в которой находится пищеварительный канал и все его придатки.

Медуллярная трубка, как называют центральную нервную систему или психический орган позвоночных на ее первой стадии, состоит у человека и всех высших позвоночных из двух частей: большого мозга, расположенного в черепе, и длинного спинного мозга, который тянется от него по всей спинной части туловища. Даже у примитивных позвоночных этот состав четко выражен. Передняя половина тела, соответствующая голове, включает в себе бугристый пузырек - головной мозг (*gh*); он вытянут назад в тонкую цилиндрическую трубку спинного мозга (*r*). Таким образом, мы находим здесь этот очень важный психический орган, который осуществляет ощущения, волю и мышление у позвоночных в его простейшей форме. Толстая стенка нервной трубки, проходящей по длинной оси тела непосредственно над осевым стержнем, окружает узкий центральный канал, заполненный жидкостью (рис. 98-102 *r*). В таком простом виде мы находим продолговатую трубку на некоторое время у зародышей всех позвоночных, а у амфиокса она сохраняет эту форму на протяжении всей жизни; только в последнем случае цилиндрическая продолговатая трубка едва указывает на разделение головного и спинного мозга. У ланцетника продолговатая трубка проходит почти по всей длине тела, выше хорды, в виде длинной тонкой трубки почти одинакового диаметра на всем протяжении, и лишь спереди на ней имеется небольшое вздутие, представляющее собой зачаток мозговой доли. Вероятно, эта особенность амфиокса связана с частичной атрофией его головы, так как у личинок асцидий, с одной стороны, и у молодой циклостомы, с другой, отчетливо видно разделение везикулярного мозга, или головного мозга, от более тонкого, трубчатого спинного мозга.

Вероятно, к этой же филогенетической причине следует отнести и дефектный характер органов чувств амфиокса, о котором мы расскажем позже (глава XVI). У *Prospondylus*, с другой стороны, вероятно, было три пары органов чувств, хотя и простого характера: пара или одна обонятельная впадина прямо спереди (рис. 98, 99, *na*), пара глаз (*au*) в боковых стенках мозга и пара простых аускультативных везикул (*g*) позади. Также, возможно, имелся один теменной или "шишковидный" глаз на вершине черепа (*эпифиз*, *e*).

В вертикальной срединной плоскости (или средней плоскости, разделяющей двустороннее тело на правую и левую половины) мы имеем в акрании, под хордой, брыжейку и висцеральную трубку, а над ней - медуллярную трубку; над последней - мембранозную перегородку между двумя половинами тела. С этой перегородкой связана масса соединительной ткани, которая служит оболочкой для продолговатого мозга и хорды, и поэтому называется оболочкой хорды (*perichorda*); она берет начало от дорсальной и срединной части лонного сосочка, который мы будем называть скелетной пластинкой или "склеротом" у зародыша краниота. У последних из этой хордовой оболочки развивается основная часть скелета - позвоночный столб и череп; у акрании она сохраняет свою простую форму в виде мягкого соединительного вещества, из которого образуются мембранные перегородки между различными мышечными пластинками или миотомами (рис. 98, 99 *ms*).

Справа и слева от пуповинной оболочки, по обе стороны от продолговатого мозга и лежащего под ним осевого стержня, у всех позвоночных мы находим большие массы мышц, которые составляют мускулатуру туловища и обеспечивают его движения. Хотя у развитых позвоночных они очень сложно дифференцированы и связаны между собой (соответствуют различным частям костного скелета), у нашего идеального примитивного позвоночного мы можем различить только две пары этих основных мышц, которые проходят по всей длине тела параллельно хорде. Это верхняя (дорсальная) и нижняя (вентральная) латеральные мышцы туловища. Верхние (дорсальные) мышцы, или первоначальные спинные мышцы (рис.

102 ms), образуют плотную массу плоти на спине. Нижние (вентральные) мышцы, или первоначальные мышцы живота, образуют мясистую стенку брюшной полости. Оба набора сегментированы и состоят из двойного ряда мышечных пластинок (рис. 98, 99 ms); количество этих миотомов определяет число суставов туловища, или метамер. Миотомы также развиваются из толстой стенки тельца (рис. 102 i).

Снаружи этой мышечной трубки находится наружная оболочка тела позвоночного, называемая *corium* или *cutis*. Эта прочная и толстая оболочка состоит в своих глубоких слоях в основном из жира и рыхлой соединительной ткани, а в верхних слоях - из кожных мышц и более прочной соединительной ткани. Она покрывает всю поверхность мясистого тела и имеет значительную толщину у всех краниотов. Но у акрании кориум представляет собой лишь тонкую пластинку соединительной ткани, незначительную "кориум-пластинку" (*lamella corii*, рис. 98-102 m).

Непосредственно над кориумом находится наружная кожа (*эпидермис*, o), общий покров всей наружной поверхности. У высших позвоночных из этого эпидермиса растут волосы, ногти, перья, когти, чешуя и т. д. Он состоит, со всеми своими придатками и продуктами, из простых клеток и не имеет кровеносных сосудов. Его клетки связаны с окончаниями сенсорных нервов. Первоначально наружная кожа представляет собой совершенно простой покров наружной поверхности тела, состоящий только из однородных клеток - постоянную роговую пластинку. В этой простейшей форме, в виде однослойного эпителия, мы находим ее сначала у всех позвоночных, а в течение всей жизни - у акрании. Затем у высших позвоночных он становится толще и разделяется на два слоя - наружный, более твердый роговой слой и внутренний, более мягкий слизистый; из него также вырастает множество внешних и внутренних придатков: снаружи - волосы, ногти, когти и т. д., а внутри - потовые железы, жировые железы и т. д.

Вероятно, у наших примитивных позвоночных кожа была приподнята по средней линии тела в виде вертикальной плавниковой каймы (f). Подобная бахрома, идущая вокруг большей части тела, сегодня встречается у амфиокса и циклостомы; мы также находим ее в хвосте рыб - лярв и головастиков.

Рассмотрев внешние части позвоночных и органы животных, расположенные в основном в спинной половине, выше хорды, перейдем к растительным органам, которые большей частью находятся в брюшной половине, ниже осевого стержня. Здесь мы находим большую полость тела или висцеральную полость у всех краниотов. Просторная полость, заключающая в себе большую часть *внутренностей*, соответствует лишь части первоначальной *coeloma*, которую мы рассматривали в главе X; поэтому ее можно назвать *метацеломой*. Как правило, ее все еще кратко называют келомой; раньше в анатомии она была известна как плевроперитонеальная полость. У человека и других млекопитающих (но только у них) эта полость при полном развитии делится на две различные полости, которые разделены поперечной перегородкой - мышечной диафрагмой. В передней, или грудной, полости (*pleura-cavity*) находятся пищевод (*gullet*), сердце и легкие; в задней, или брюшной, полости - желудок, тонкий и толстый кишечник, печень, поджелудочная железа, почки и т. д. Но у позвоночного эмбриона, еще до развития диафрагмы, эти две полости образуют одно сплошное тело-полость, и так происходит у всех низших позвоночных на протяжении всей жизни. Эта полость тела покрыта тонким слоем клеток - эпителием тельца. У акрании тельце сегментировано как дорсально, так и вентрально, что хорошо видно по их мускульным мешочкам и примитивным половым органам (рис. 102).

Главной из внутренностей в полости тела является пищеварительный канал - орган, представляющий все тело в гастрале. У всех позвоночных он представляет собой длинную трубку, заключенную в полость тела и более или менее дифференцированную по длине, и имеет два отверстия - рот для приема пищи (рис. 98, 100 *md*) и анус для выбрасывания непригодных веществ или экскрементов (*af*). С пищеварительным каналом связан ряд желез, имеющих большое значение для организма позвоночных, которые все растут из канала. К таким железам относятся слюнные железы, легкие, печень и множество более мелких желез. Почти все эти железы отсутствуют у акрании; вероятно, в стволовой форме позвоночных была лишь пара простых печеночных трубок (рис. 98, 100 *l*). Стенка пищеварительного канала и всех его придатков состоит из двух различных слоев; внутренний, клеточный, - это слой кишечной железы, а наружный, волокнистый, - слой кишечных волокон; он состоит в основном из мышечных волокон, которые осуществляют пищеварительные движения канала, и из соединительнотканых волокон, которые образуют прочную оболочку. Его продолжением является брыжейка - тонкий, похожий на бинт слой, с помощью которого пищеварительный канал крепится к вентральной стороне хорды, первоначально являвшейся дорсальной перегородкой двух пищеводных пазух. У позвоночных животных пищеварительный канал в целом и в отдельных его отделах претерпевает различные изменения, хотя первоначальное строение его всегда одинаково и очень просто. Как правило, он длиннее (часто в несколько раз) тела, поэтому складывается и извивается внутри полости тела, особенно на нижнем конце. У человека и высших позвоночных он разделен на несколько отделов, часто разделенных клапанами: рот, глотка, пищевод, желудок, тонкий и толстый кишечник, прямая кишка. Все эти части развиваются из очень простой структуры, которая первоначально (на протяжении всей жизни амфиокса) проходит из конца в конец под хордой в виде прямого цилиндрического канала.

Поскольку пищеварительный канал морфологически можно рассматривать как самый древний и самый важный орган в организме, интересно более полно понять его существенные особенности у позвоночных и отличить их от несущественных. В этой связи следует особо отметить, что пищеварительный канал каждого позвоночного имеет очень характерное деление на две части - переднюю и заднюю. Передняя камера - это головной или ветвистый кишечник (рис. 98-100 *л, к*), который занят главным образом дыханием. Задний отдел - хоботковый, или печеночный, кишечник, в котором осуществляется пищеварение (*ma, d*). У всех позвоночных на ранней стадии справа и слева в передней части головного отдела кишечника образуются особые расщелины, имеющие тесную связь с первоначальным дыхательным аппаратом позвоночных - бранхиальными (жаберными) расщелинами (*ks*). Все низшие позвоночные - ланцетники, миноги и рыбы - постоянно набирают воду в рот и выпускают ее через боковые расщелины пищевода. Эта вода служит для дыхания. Содержащийся в ней кислород вдыхается кровеносными каналами, которые располагаются на участках между жаберными щелями - жаберных дугах (*kr*). Эти очень характерные бранхиальные расщелины и арки встречаются у зародыша человека и всех высших позвоночных на ранней стадии развития, так же как и у низших позвоночных на протяжении всей жизни. Однако у млекопитающих, птиц и рептилий эти расщелины и дуги никогда не выступают в качестве органов дыхания, а постепенно превращаются в совершенно другие части. Тем не менее, тот факт, что вначале они встречаются в той же форме, что и у рыб, является одним из самых интересных доказательств происхождения этих трех высших классов от рыб.

Не менее интересен и важен орган, развивающийся из вентральной стенки у всех позвоночных, - жаберная борозда или гипобранхиальная борозда. У акрании и асцидий она состоит на протяжении всей жизни из железисто-реснитчатого желобка, который спускается

от рта по вентральной средней линии жаберной кишки и доставляет мелкие частицы пищи в желудок (рис. 101 з). Но у краниоты из него развивается щитовидная железа (*thyreoidea*) - железа, расположенная перед гортанью, которая при патологическом увеличении образует зоб (*struma*).

Из головного отдела кишечника образуются не только жабры - органы водного дыхания у низших позвоночных, но и легкие - органы атмосферного дыхания у пяти высших классов. В этих случаях в пищевode эмбриона на ранней стадии появляется везикулярная складка, которая постепенно приобретает форму двух просторных мешков, впоследствии заполняющихся воздухом. Эти мешочки и есть два дышащих воздухом легких, которые занимают место дышащих водой жабр. Но пузырьковая инвагинация, из которой возникают легкие, - это всего лишь знакомый нам наполненный воздухом пузырек, который мы называем плавательным пузырем рыбы и который изменяет ее удельный вес, действуя как гидростатический орган или плавучий аппарат. Эта структура не встречается у низших классов позвоночных - акрании и циклостомы. Более подробно мы рассмотрим ее во II томе.

Второй главный отдел кишечника позвоночных - хобот или печеночный кишечник, обеспечивающий пищеварение, - у акрании очень прост. Он состоит из двух различных камер. Первая камера, сразу за жаберной кишкой, - расширенный желудок (*ta*); вторая, более узкая и длинная, - прямая тонкая кишка (*d*): она выходит сзади на вентральной стороне через анус (*af*). У границы двух камер в висцеральной полости находится печень, имеющая форму простой трубки или слепого мешка (*l*); у амфиокса она одинарная, у проспондилуса, вероятно, двойная (рис. 98, 100 l).

С пищеварительным каналом морфологически и физиологически тесно связана сосудистая система позвоночных, главные отделы которой развиваются из фиброзного слоя кишечника. Она состоит из двух разных, но непосредственно связанных между собой частей - системы кровеносных и лимфатических сосудов. В просветах одной из них мы находим красную кровь, а в другой - бесцветную лимфу. К лимфатической системе относятся, прежде всего, собственно лимфатические каналы или всасывающие вены, которые распределены между всеми органами, всасывают отработанные соки из тканей и направляют их в венозную кровь; кроме них есть хилезные сосуды, которые поглощают белый хилез, млечную жидкость, приготовленную пищеварительным каналом из пищи, и также направляют ее в кровь.

Кровеносная система позвоночных имеет очень сложное строение, но, по-видимому, имела очень простую форму у примитивных позвоночных, как мы видим ее сегодня постоянно у аннелид (например, земляных червей) и амфиокса. Соответственно, мы выделяем прежде всего как существенные, исходные части его два больших одиночных кровеносных канала, которые лежат в волокнистой стенке кишечника и проходят вдоль пищеварительного канала в срединной плоскости тела, один над, а другой под каналом. Эти главные каналы дают многочисленные ответвления ко всем частям тела и переходят друг в друга дугами впереди и позади; мы будем называть их примитивной артерией и примитивной веной. Первая соответствует дорсальному сосуду, вторая - вентральному сосуду червей. Примитивная или главная артерия, обычно называемая аортой (рис. 98 а), лежит над кишечником по средней линии его дорсальной стороны и проводит окисленную или артериальную кровь от жабр к телу. Примитивная или главная вена (рис. 100 в) лежит ниже кишки, по средней линии ее вентральной стороны, и поэтому называется также подкишечной веной (*vena subintestinalis*); она отводит карбонизированную или венозную кровь от тела к жабрам. В ветвистом отделе кишечника спереди оба канала соединены рядом ветвей, которые поднимаются дугами между жаберными щелями. Эти "ветвистые сосудистые арки" (*kg*) проходят вдоль жаберных дуг и принимают непосредственное участие в работе дыхания. Передним продолжением

главной вены, проходящей по вентральной стенке жаберной кишки и отводящей эти сосудистые дуги вверх, является ветвистая артерия (*ka*). На границе двух участков вентрального сосуда она расширяется в сократительную веретенообразную трубку (рис. 98, 100 *h*). Это первые очертания сердца, которое впоследствии у высших позвоночных и человека превращается в четырехкамерный насос. У амфиокса сердце отсутствует, вероятно, вследствие дегенерации. У проспондилуса вентральное жаберное сердце, вероятно, имело ту простую форму, в которой мы до сих пор находим его у асцидий и эмбрионов краниоты (рис. 98, 100 *h*).

Почки, которые служат органами выделения или мочевыделения у всех позвоночных, имеют очень разнообразное и сложное строение в различных отделах этого стебля; мы рассмотрим их далее в главе 2.29. Здесь же достаточно упомянуть, что у нашего гипотетического примитивного позвоночного они, вероятно, имели ту же форму, что и у реального амфиокса, - примитивные почки (*протонефра*). Первоначально они состоят из двойного ряда маленьких каналов, которые непосредственно выводят отработанные соки или мочу из полости тела (рис. 102 *n*). Внутреннее отверстие пронефридиальных каналов открывается реснитчатой воронкой в полость тела; наружное отверстие открывается в боковых бороздах эпидермиса - паре продольных бороздок на боковой поверхности наружной кожи (рис. 102 *б*). Пронефридиальный проток образуется при закрытии этой борозды справа и слева по бокам. У всех краниотов он рано развивается в роговой пластинке, а у амфиокса, по-видимому, превращается в широкую полость - атриум, или перибранхиальное пространство.

Рядом с почками находятся половые органы позвоночных. У большинства представителей этого стебля они объединены в единую мочеполовую систему; лишь в некоторых группах мочевые и половые органы разделены (у амфиокса, циклостомы и некоторых представителей класса рыб). У человека и всех высших позвоночных половой аппарат состоит из различных частей, которые мы рассмотрим в главе XXIX. Но у двух низших классов наших стебельков, акрании и циклостомы, они состоят только из простых половых желез или гонад, яичников женского пола и семенников (*сперматидий*) мужского; первые дают яйцеклетки, вторые - сперматозоиды. У краниоты мы всегда находим только одну пару гонад, у амфиокса - несколько пар, расположенных последовательно. Они должны были иметь такую же форму у нашего гипотетического проспондилуса (рис. 98, 100 *с*). Эти сегментарные пары гонад являются первоначальными вентральными половинами тельца-пучка.

Органы, которые мы сейчас перечислили в этом общем обзоре и для которых мы отметили характерное расположение, - это те части организма, которые встречаются у всех без исключения позвоночных в одинаковом отношении друг к другу, как бы сильно они ни были изменены. Мы рассматривали главным образом поперечный разрез тела (рис. 101, 102), поскольку в нем наиболее четко видно их характерное расположение. Но для полноты картины мы должны также рассмотреть их сегментацию или метамерацию, на которую до сих пор почти не обращали внимания и которая лучше всего видна в продольном разрезе. У человека и всех более развитых позвоночных тело состоит из ряда или цепи однотипных частей, сменяющих друг друга по длинной оси тела - сегментов или метамеров организма. У человека этих однородных частей в туловище тридцать три, но у многих позвоночных (например, змей или угрей) их число достигает нескольких сотен. Поскольку это внутреннее сочленение, или метамеризм, встречается в основном в позвоночном столбе и окружающих его мышцах, отделы, или метамеры, раньше называли пропозвонками. На самом деле сочленение определяется и обуславливается отнюдь не скелетом, а мышечной системой и сегментарным расположением почек и гонад. Тем не менее, состав из этих пропозвонков или внутренних метамер обычно, и вполне справедливо, выдвигается как выдающийся

признак позвоночных, а их многообразное деление или дифференциация имеет большое значение в различных группах позвоночных. Но с точки зрения нашей сегодняшней задачи - выведения простого тела примитивного позвоночного из хордулы - сочлененные части или метамеры представляют второстепенный интерес, и нам нет необходимости углубляться в них сейчас.

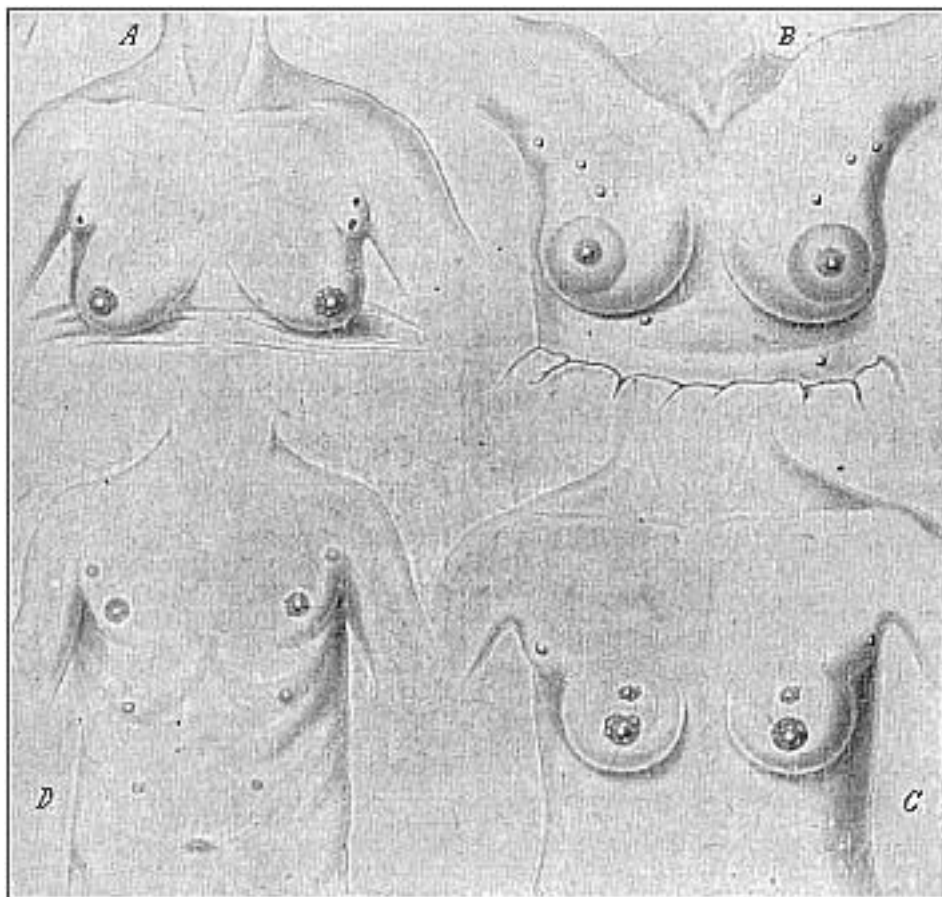


Рис. 103 A, B, C, D - случаи **избыточных молочных желез и сосков (гипермастизм)**. A пара маленьких избыточных молочных желез (с двумя сосками слева) над большими нормальными; от 45-летней берлинской женщины, которая рожала детей 17 раз (дважды близнецов). (Из Ганземана.) B самое большое количество: десять сосков (все дают молоко), три пары выше, одна пара ниже больших нормальных грудей; от 22-летней служанки в Варшаву. (Из Нойгебаура.) C три пары сосков: две пары на нормальных железах и одна пара выше; от 19-летней японской девушки. D четыре пары сосков: одна пара над нормальными и две пары маленьких дополнительных сосков под ними; от 22-летнего баварского солдата. (Из Видерсхайма.)

Характерный состав тела позвоночных развивается из эмбриональной структуры таким же образом у человека, как и у всех остальных позвоночных. Поскольку все компетентные эксперты теперь признают монофилетическое происхождение позвоночных на основании этого значительного соглашения, и это "общее происхождение всех позвоночных от одной первоначальной стволовой формы" признается как исторический факт, мы нашли ответ на "вопрос вопросов". Более того, мы можем отметить, что этот ответ столь же определен и точен в случае происхождения человека от млекопитающих. Этот продвинутый класс позвоночных также монофилетичен, или произошел от одной общей стволовой группы низших позвоночных (рептилий и, еще раньше, амфибий). Это следует из того, что

млекопитающие четко отличаются от других классов ствола, причем не просто по одной яркой особенности, а по целой группе отличительных признаков.

Только у млекопитающих кожа покрыта волосами, грудная полость отделена от брюшной полной диафрагмой, а гортань снабжена надгортанником. Только у млекопитающих в барабанной полости имеются три маленькие слуховые косточки, что связано с характерной модификацией верхнечелюстного сустава. Их красные кровяные тельца не имеют ядра, тогда как оно сохраняется у всех остальных позвоночных. Наконец, только у млекопитающих мы находим замечательную функцию строения молочной железы, которая дала название всему классу - вскармливание молоком матери детенышей. Молочные железы, которые служат этой цели, интересны во многих отношениях, поэтому мы можем посвятить им несколько строк.

Как известно, у низших млекопитающих, особенно у тех, кто вынашивает несколько детенышей за раз, в молочной железе несколько молочных желез. У ежей и свиноматок их пять пар, у мышей - четыре или пять пар, у собак и белок - четыре пары, у кошек и медведей - три пары, у большинства жвачных и многих грызунов - две пары, каждая из которых снабжена соском или соской (*mastos*). В различных родах полуобезьян (лемуров) их количество сильно варьируется. С другой стороны, у летучих мышей и обезьян, которые, как правило, рожают только одного детеныша за раз, есть только одна пара молочных желез, и они расположены на груди, как у человека.

Эти вариации в количестве или строении молочных желез (*mammarium*) стали вдвойне интересны в свете последних исследований в области сравнительной анатомии. Было показано, что у человека и приматов мы часто находим избыточные молочные железы (*гипермастизм*) и соответствующие соски (*гипертелоризм*) у обоих полов. На рис. 103 показаны четыре таких случая - A, B и C у трех женщин и D у мужчины. Они доказывают, что все вышеупомянутые числа могут иногда встречаться у человека. На рис. 103 A показана грудь берлинской женщины, которая рожала детей семнадцать раз и имеет пару маленьких добавочных грудей (с двумя сосками на левой груди) над двумя нормальными грудями; это обычное явление, и маленькая мягкая подушечка над грудью нередко изображается на древних статуях Венеры. На рис. 103 C мы видим тот же феномен у японской девушки девятнадцати лет, у которой на каждой груди по два соска (всего три пары). На рис. 103 D изображен мужчина двадцати двух лет с четырьмя парами сосков (как у собаки), одной маленькой парой над и двумя маленькими парами под большими нормальными сосками. Максимальное количество - пять пар (как у свиноматки и ежа) - было обнаружено у польской служанки двадцати двух лет, имевшей нескольких детей; молоко давалось из каждого соска; имелось три пары лишних сосков над и одна пара под нормальной и очень большой грудью (рис. 103 B).

Ряд недавних исследований (особенно среди новобранцев) показал, что подобные вещи не редкость как у мужчин, так и у женщин. Объяснить их можно только эволюцией, которая приписывает их атавизму и скрытой наследственности. Ранними предками всех приматов (включая человека) были низшие плацентарные, у которых, как у ежа (одной из древнейших форм живых плацентарных), было несколько молочных желез (пять и более пар) в коже живота. У приматов и человека в норме развита только пара из них, но время от времени наблюдается развитие атрофированных структур. Особое внимание следует обратить на расположение этих вспомогательных молочных желез; они образуют, как хорошо видно на рис. 103 B и D, два длинных ряда, которые расходятся вперед (к подмышечной впадине) и сходятся сзади по средней линии (к пояснице). Молочные железы полимастичных низших плацентарных расположены аналогично.

Филогенетическое объяснение полимастии, данное в сравнительной анатомии, в последнее время нашло значительную поддержку в онтогенезе. Ганс Штраль, Э. Шмитт и другие обнаружили, что в человеческом эмбрионе на шестой неделе (когда его длина составляет три пятых дюйма) всегда есть микроскопические следы пяти пар молочных желез, и что они расположены на равных расстояниях в двух боковых и расходящихся линиях, которые соответствуют линиям молочной железы. Только одна пара из них - центральная - нормально развита, остальные атрофируются. Поэтому у человеческого эмбриона некоторое время наблюдается нормальный гипертелизм, который можно объяснить только происхождением человека от низших приматов (лемуров) с несколькими парами.

Но молочная железа млекопитающих представляет большой морфологический интерес и с другой точки зрения. Этот орган для вскармливания потомства у человека и высших млекопитающих, как известно, есть у обоих полов. Однако активен он, как правило, только у женского пола и дает ценное "материнское молоко"; у мужского пола он мал и неактивен, настоящий рудиментарный орган, не представляющий физиологического интереса. Тем не менее, в некоторых случаях мы обнаруживаем, что молочная железа у мужчины развита так же полно, как и у женщины, и может давать молоко для кормления потомства.

Яркий пример такого гинекомастизма (большая молочная грудь у мужчины) представлен на рис. 104. Фотографией (сделанной с натуры) я обязан любезности доктора Орнштейна из Афин, немецкого врача, который оказал мне услугу рядом антропологических наблюдений (например, в нескольких случаях хвостатых мужчин). Гинекомаст, о котором идет речь, - это греческий рекрут двадцатого года, имеющий как нормально развитые мужские органы, так и очень выраженную женскую грудь. Примечательно, что остальные особенности его строения соответствуют более мягким формам женского пола. Он напоминает мраморные статуи гермафродитов, которые часто создавали древнегреческие и римские скульпторы. Но мужчина был бы настоящим гермафродитом только в том случае, если бы помимо яичек (видимых снаружи) у него внутри были яичники.

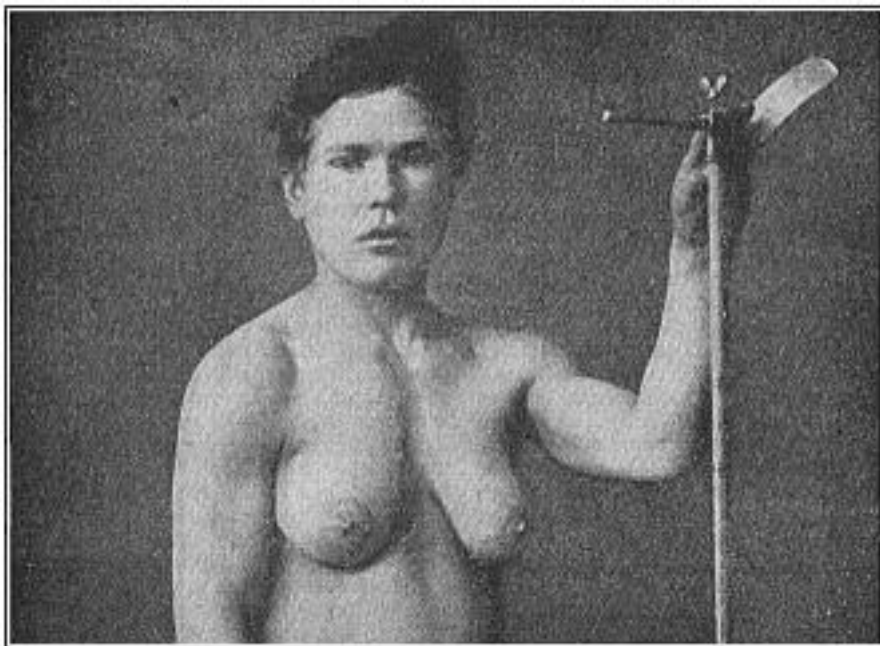


Рис. 104 - Греческий гинекомаст.

Я наблюдал очень похожий случай во время моего пребывания на Цейлоне (в Беллигемме) в 1881 году. Ко мне привели молодого цейлонца двадцати пяти лет, любопытного гермафродита, полумужчину-полуженщину. Его большая грудь давала много молока; он был

нанят в качестве "мужской кормилицы", чтобы сосать новорожденного, мать которого умерла при рождении. Очертания его тела были более мягкими и женственными, чем у грека, изображенного на рис. 104. Поскольку цингальцы небольшого роста и изящного телосложения, а мужчины часто похожи на женщин в одежде (верхняя часть тела обнажена, на нижней - женское платье) и в укладке волос (с гребнем), я сначала принял безбородого юношу за женщину. Иллюзия была тем сильнее, что в этом удивительном случае гинекомастизм был связан с *крипторхизмом*, то есть яички сохранили свое прежнее место в висцеральной полости и не опустились обычным путем в мошонку (см. главу XXIX), поэтому последняя была очень маленькой, мягкой и пустой. Более того, в паховом канале яички не ощущались. С другой стороны, мужской орган был очень маленьким, но нормально развитым. Было ясно, что этот явный гермафродит также является настоящим мужчиной.

Другой случай практического гинекомастизма был описан Александром фон Гумбольдтом. В южноамериканском лесу он нашел одинокого поселенца, жена которого умерла при родах. В отчаянии мужчина положил новорожденного ребенка на свою грудь, и постоянное стимулирование сосательных движений ребенка оживило деятельность молочных желез. Не исключено, что в этом сыграло роль нервное внушение. Подобные случаи в последние годы часто наблюдались даже среди других млекопитающих мужского пола (например, овец и коз).

Большой научный интерес эти факты представляют в связи с вопросом о наследственности. История ствола млекопитающих основывается частично на эмбриологии (глава XXIV.) и частично на фактах сравнительной анатомии и физиологии. Поскольку у низших и высших млекопитающих (однопроходных и большинства сумчатых) весь молочный аппарат находится только у самки, а следы его у самца встречаются лишь у нескольких молодых сумчатых, не может быть сомнения в том, что эти важные органы первоначально находились только у самок млекопитающих и что они были приобретены ими в результате особого приспособления к образу жизни.

Позже эти женские органы передались по наследству обоим полам, и они сохранились у всех особей обоих полов, хотя физиологически они не активны у самцов. Это нормальное постоянство женских молочных органов у *обоих* полов высших млекопитающих и человека не зависит ни от какого отбора и является прекрасным примером спорного "наследования приобретенных признаков".

Глава XII.

ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ЩИТ И ЗАРОДЫШЕВАЯ ЗОНА

Три высших класса позвоночных, которые мы называем амниотами - млекопитающие, птицы и рептилии - заметно отличаются рядом особенностей своего развития от пяти низших классов ствольных - животных без амниона (*anamnia*). Все амниоты имеют характерную эмбриональную мембрану, известную как амнион (или "водная мембрана"), и особый эмбриональный придаток - аллантоис. Кроме того, у них есть большой желточный мешок, который заполнен пищевым желтком у рептилий и птиц и соответствующей прозрачной жидкостью у млекопитающих. Вследствие этих позднее приобретенных структур первоначальные черты развития амниот настолько изменены, что их очень трудно свести к палингенетическим эмбриональным процессам низших позвоночных без амниона. Теория гастрюляции показывает нам, как это сделать, представляя эмбриологию низшего

позвоночного, бесчерепного амфиокса, в качестве исходной формы и выводя из нее, через ряд постепенных модификаций, гастрюляцию и келомацию краниоты.

Для истинного представления о главных эмбриональных процессах позвоночных несколько фатальным оказалось то, что все старые эмбриологи, от Мальпиги (1687) и Вольфа (1750) до Бэра (1828) и Ремака (1850), всегда начинали с исследования куриного яйца и переносили на человека и других позвоночных те впечатления, которые они из него извлекали. Этот классический объект эмбриологических исследований, как мы уже видели, является источником опасных ошибок. Большой круглый пищевой желток птичьего яйца вызывает, во-первых, плоское дисковидное расширение маленькой гастрюлы, а затем настолько характерное развитие этого тонкого круглого эмбрионального диска, что споры о его значении занимают большую часть эмбриологической литературы.

Одной из самых прискорбных ошибок, к которым это привело, было представление об изначальной противоположности зародыша и желтка. Последний рассматривался как инородное тело, постороннее по отношению к настоящему зародышу, в то время как он является его частью, эмбриональным органом питания. Многие авторы утверждали, что зародыша не существует до более поздней стадии и вне желтка; иногда за первый контур зародыша принимали сам двухслойный зародышевый диск, а иногда только его центральную часть (в отличие от зародышевой зоны, о которой мы еще расскажем). В свете теории гастрюляции вряд ли стоит останавливаться на недостатках этой ранней точки зрения и ошибочных выводах, сделанных на ее основе. В действительности первая сегментационная клетка и даже сама стволовая клетка и все, что из нее происходит, принадлежат зародышу. Как большая первоначальная масса желтка в неразделенном яйце птицы представляет собой лишь впадину в сильно увеличенной яйцеклетке, так и позднее содержимое ее эмбрионального желточного мешка (неважно, сегментированного или нет) является лишь частью энтодермы, образующей примитивный кишечник. Это ясно видно на примере яйцеклеток амфибий и циклостомы, которые объясняют переход от яйцеклеток без желтка у амфиокса к крупным яйцеклеткам с желтком у рептилий и птиц.

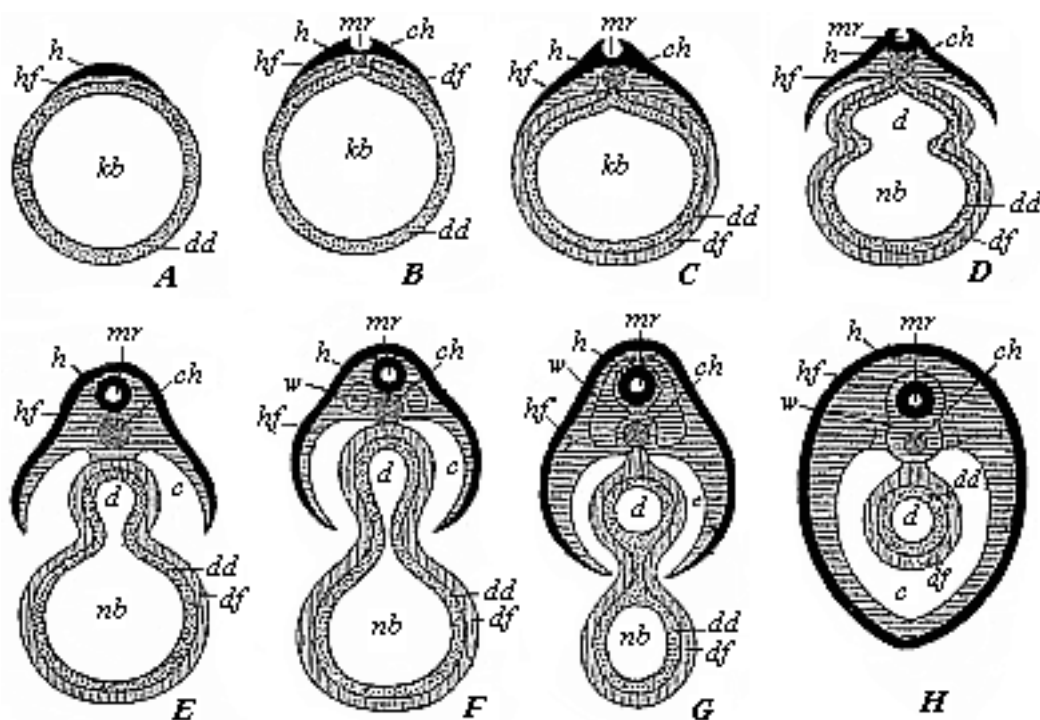


Рис. 105 - Отхождение **дискоидного эмбриона млекопитающих от желточного сика в поперечном разрезе** (схема). *А* Зародышевый диск (*h*, *hf*) лежит плоско на одной стороне ветвисто-кишечного пузырька (*kb*). *В* В центре зародышевого диска находится медуллярная борозда (*mr*), а под ней - хорда (*chorda*). *С* Слой кишечных волокон (*df*) закрыт слоем кишечной железы (*dd*). *Д* Кожно-волоknистый слой (*hf*) и кишечно-волоknистый слой (*df*) разделяются по периферии; кишечник (*d*) начинает отделяться от желточно-крестцового или пупочного пузыря (*nb*). *Е* Медуллярная трубка (*mr*) закрывается; начинает формироваться полость тела (*c*). *Ф* Позвонки (*w*) начинают расти вокруг продолговатого мозга (*mr*) и хорды (*chorda*): кишечник (*d*) отделяется от пупочного пузыря (*nb*). *Н* Позвонки (*w*) выросли вокруг продолговатого мозга (*mr*) и хорды; полость тела закрыта, пупочный пузырь исчез. Амнион и серозная оболочка опущены. Буквы имеют одинаковое значение: роговая пластинка, *mr* продолговатая трубка, *hf* слой кожных волокон, *w* проверочная железа, *ch* хорда, *c* полость тела или *œloma*, *df* слой кишечных волокон, *dd* слой кишечных желез, *d* полость кишечника, *nb* пупочный пузырь.

Именно при изучении этих сложных особенностей мы видим неисчислимую ценность филогенетических соображений для объяснения сложных онтогенетических фактов и необходимость отделения ценогенетических явлений от палингенетических. Это особенно ясно в отношении сравнительной эмбриологии позвоночных, так как здесь филогенетическое единство ствола уже установлено известными фактами палеонтологии и сравнительной анатомии. Если бы это единство стебля на основе амфиокса всегда имелось в виду, мы бы не допускали постоянно повторяющихся ошибок.

Во многих случаях ценогенетическая связь зародыша с пищевым желтком до сих пор порождала совершенно неверное представление первых и наиболее важных эмбриональных процессах у высших позвоночных и порождала ряд ложных теорий в связи с ними. До тридцати лет назад эмбриология высших позвоночных всегда исходила из того, что первой структурой зародыша является плоский листовидный диск; именно по этой причине клеточные слои, составляющие этот зародышевый диск (также называемый зародышевой зоной), называются "зародышевыми слоями". Этот плоский зародышевый диск, который сначала круглый, а затем овальный, и который часто описывается как протектор или цикатрикула в снесенном курином яйце, находится на определенной части поверхности большого шаровидного пищевого желтка. Я убежден, что это не что иное, как дисковидная, уплощенная гастрюла птиц. В начале прорастания плоский эмбриональный диск изгибается наружу и отделяется с внутренней стороны от лежащего под ним большого желточного шара. Таким образом, плоские слои превращаются в трубки, их края складываются и соединяются (рис. 105). По мере роста зародыша за счет пищевого желтка, последний становится все меньше и меньше; он полностью окружен зародышевыми слоями. Позже остаток пищевого желтка образует лишь небольшой круглый мешок - желточный мешок или пупочный пузырек (рис. 105 *nb*). Он окружен висцеральным слоем, соединен тонкой ножкой - желточным протоком - с центральной частью кишечной трубки и, наконец, у большинства позвоночных полностью поглощается ею (*Н*). Местом, где это происходит и где кишечник окончательно закрывается, является висцеральный пупок. У млекопитающих, у которых остаток желточно-крестцовой кишки остается без остатка и атрофируется, желточный проток в конце концов проникает в наружную брюшную стенку. При рождении отсюда отходит пуповина, а место ее закрытия остается в коже на всю жизнь в виде пупка.

Поскольку старая эмбриология высших позвоночных основывалась главным образом на цыпленке и считала исходной антитезу эмбриона (или формирующего елка) и пищевого елка (или елка-сака), она также должна была рассматривать плоскую листовидную структуру

зародышевого диска как примитивную эмбриональную форму и подчеркивать тот факт, что из этих плоских слоев путем складывания образуются полые желобки, а путем соединения их краев - закрытые трубки.

Эта идея, которая доминировала во всей эмбриологии высших позвоночных до тридцати лет назад, оказалась абсолютно ложной. Теория гастролы, имеющая здесь главное применение, учит нас тому, что она прямо противоположна истине. Чашеобразная гастрала, в стенке тела которой два первичных зародышевых слоя с самого начала выглядят как замкнутые трубки, является исходной эмбриональной формой всех позвоночных и всех многоклеточных беспозвоночных; а плоский зародышевый диск с его поверхностно расширенными зародышевыми слоями - это более поздняя, вторичная форма, обусловленная ценогенетическим формированием большого пищевого желтка и постепенным распространением зародышевых слоев по его поверхности. Таким образом, собственно складывание зародышевых слоев и превращение их в трубки - это не первоначальный и первичный, а гораздо более поздний и третичный эволюционный процесс. В филогенезе эмбрионального процесса позвоночных можно выделить следующие три стадии:.

А. Первая стадия: Первичная (palingenic) эмбриональный процесс.	В. Вторая стадия: Вторичный (ценогенетический) эмбриональный процесс.	С. Третья стадия: Третичный (ценогенетический) эмбриональный процесс.
Зародышевые слои формируются из первых закрытых трубок, однослойная бластула преобразуется в двухслойную гастралу путем инвагинации. Пищи нет. (Амфиокс.)	Зародышевые слои расходятся листовидно, пищевой желток скапливается в вентральной энтодерме, а из середины кишечной трубки формируется крупный желточный мешок. (Amphibia.)	Зародышевые слои образуют плоский зародышевый диск, границы которого срастаются и образуют замкнутые трубки, отделяющиеся от центрального желточного мешка. (Амниоты.)

Поскольку эта теория, логически вытекающая из теории гастральной, была полностью обоснована сравнительным изучением гастральной за последние несколько десятилетий, мы должны в точности изменить до сих пор преобладавший способ лечения. Желточно-кишечный тракт следует рассматривать не так, как это делалось раньше, как будто он изначально противоположен эмбриону, а как его неотъемлемую часть, часть его висцеральной трубки. Примитивный кишечник гастролы, согласно этой точке зрения, был разделен на две части у высших животных в результате кеногенетического формирования пищевого желтка - постоянный кишечник (*metagaster*), или постоянный пищеварительный канал, и желточный мешок (*lecithoma*), или пупочный пузырь. Это очень хорошо видно на примере сравнительного онтогенеза рыб и амфибий. В этих случаях весь желток сначала подвергается расщеплению и образует желточную железу, состоящую из желточных клеток, в вентральной стенке примитивной кишки. Но впоследствии она становится настолько большой, что часть желтка не делится и используется в желточном мешке, который отрезается снаружи.

При сравнительном изучении эмбриологии амфиокса, лягушки, цыпленка и кролика, на мой взгляд, не может быть никаких сомнений в истинности этого положения, которого я придерживаюсь уже тридцать лет. Следовательно, в свете теории гастролы мы должны рассматривать черты амфиокса как единственную и настоящую примитивную структуру

среди всех позвоночных, очень мало отходящую от эмбриональной формы палингенетической. У цикlostомы и лягушки эти черты в целом не сильно изменены кеногенетически, но они очень сильно изменены у птенца и, прежде всего, у кролика. В колоколовидной гастрале амфиокса и в капюшонизированной гастрале миноги и лягушки зародышевые слои с самого начала представляют собой закрытые трубки или везикулы. С другой стороны, эмбрион цыпленка (в только что отложенном, но еще не вылупившемся яйце) представляет собой плоский круглый диск, и распознать его как настоящую гастралу было нелегко. Однако Рауберу и Гетте удалось это сделать. По мере того как дисковидная гастрала растет вокруг большого шаровидного желтка, а затем постоянная кишка отделяется от вышележащего желтка, происходят все процессы, которые мы показали (схематично) на рис. 1.108 - процессы, которые до сих пор считались главными, тогда как они являются лишь вторичными.

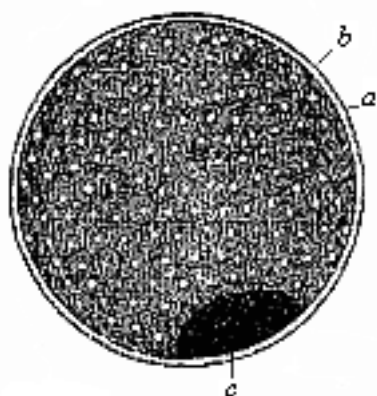


Fig. 106

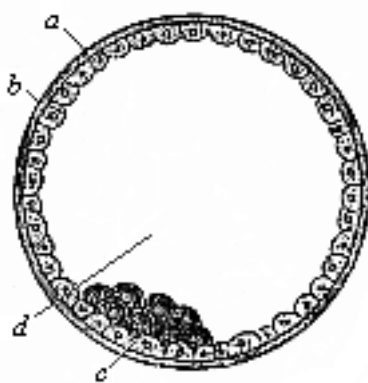


Fig. 107

Рис. 106-Висцеральный эмбриональный пузырек (бластоциста или гастрциста) кролика ("бластула" или *vesicula blastodermica* других авторов), *a* наружная оболочка (оволемма), *b* слой кожи или эктодермы, образующий всю стенку желточного пузырька, с группы темных клеток, представляющие висцеральный слой или энтодерму.

Рис. 107 - То же в разрезе. Буквы как выше. *d* полость везикулы. (Из Бишофа.)

Древнейшие яйцекладущие млекопитающие, однопроходные, ведут себя так же, как пресмыкающиеся и птицы. Но соответствующие эмбриональные процессы у живородящих млекопитающих, сумчатых и плацентарных, очень сложны и своеобразны. Раньше они были совершенно неправильно истолкованы; только после публикации исследований Эдварда ван Бенедена (1875) и последующих исследований Селенки, Купфера, Рабля и других на них был брошен свет, и мы смогли привести их в соответствие с принципами теории гастрюляции и проследить их до эмбриональных форм низших позвоночных. Хотя в яйцеклетке млекопитающих нет независимого пищевого желтка, помимо формирующего желтка, и хотя ее сегментация по этому поводу полная, тем не менее в их зародышах образуется большой желток-сак, и "собственно эмбрион" распространяется по его поверхности листовидно, как у рептилий и птиц, у которых есть большой пищевой желток и частичная сегментация. У млекопитающих, как и у последних, плоский, листовидный зародышевый диск отделяется от желточного мешка, а его края срастаются и образуют трубки.

Как можно объяснить эту любопытную аномалию? Только как результат очень характерных и своеобразных кеногенетических модификаций эмбрионального процесса, истинные причины которых следует искать в изменениях в воспитании потомства у живородящих млекопитающих. Они четко связаны с тем, что предки живородящих млекопитающих были

яйцекладущими амниотами, как современные однопроходные, и лишь постепенно стали живородящими. Теперь это уже не подлежит сомнению, поскольку было показано (1884), что однопроходные, самые низшие и самые древние из млекопитающих, все еще откладывают яйца, которые развиваются подобно яйцеклеткам рептилий и птиц. Их ближайшие потомки, сумчатые, сформировали привычку сохранять яйца и развивать их в яйцевом ; последний, таким образом, был преобразован в матку (uterus). Питательная жидкость, которая выделялась из ее стенки и проходила через стенку бластулы, теперь служила для питания эмбриона и занимала место пищевого желтка. Таким образом, первоначальный пищевой желток у однопроходных постепенно атрофировался и в конце концов исчез настолько, что частичная сегментация яйцеклетки у их потомков, остальных млекопитающих, снова стала полной. Из *дискогастроулы* первых развилась характерная *эпигаструла* вторых.

Только на основе этого филогенетического объяснения мы можем понять формирование и развитие своеобразной и до сих пор совершенно непонятной бластулы млекопитающих. Везикулярное состояние эмбриона млекопитающих было открыто 200 лет назад (1677) Регнером де Граафом. Он обнаружил в матке крольчихи через четыре дня после оплодотворения маленькие, круглые, рыхлые, прозрачные пузырьки с двойной оболочкой. Однако открытие Граафа прошло без признания. Только в 1827 году эти пузырьки были вновь открыты Баером, а затем более тщательно изучены в 1842 году Бишофом на кролике (рис. 106, 107). Они обнаруживаются в матке кролика, собаки и других мелких млекопитающих через несколько дней после копуляции. Зрелые яйцеклетки млекопитающего, покинув яичник, оплодотворяются либо здесь, либо в яйцевом сразу после этого вторгшимися сперматозоидами. ^{[[25]]} (О матке и яйцевом см. главу XXIX) Расщепление и формирование гастроулы происходят в яйцевом. Либо здесь, в яйцевом, либо после того, как гастроула млекопитающего попадает в матку, она превращается в шаровидный пузырек, который показан снаружи на рис. 106, а в разрезе - на рис. 107. Толстая внешняя бесструктурная оболочка, которая его окружает, - это первоначальная *оволемма* или *zona pellucida*, измененная и покрытая слоем альбумина, который отложился снаружи. С этой стадии оболочка называется наружной мембраной, *первичным хорионом* или *прохорионом* (a). Настоящая стенка заключенного в ней пузырька состоит из простого слоя эктодермических клеток (b), которые уплощены в результате взаимного давления и обычно имеют шестиугольную форму; сквозь их мелкозернистую протоплазму просвечивает светлое ядро (рис. 108). В одной части (c) внутри этого полого шара мы находим круглый диск, образованный более темными, мягкими и круглыми клетками - темно-зернистыми энтодермическими клетками (рис. 109).

[25] У человека и других млекопитающих оплодотворение яйцеклетки, вероятно, происходит, как правило, в яйцевом; здесь яйцеклетки, выходящие из женского яичника в форме граафовой фолликулы и попадающие во внутреннее отверстие яйцевода, сталкиваются с подвижными сперматозоидами мужского семени, которые при копуляции попадают в матку, а из нее - в наружное отверстие яйцевода. Оплодотворение редко происходит в яичнике или в матке.

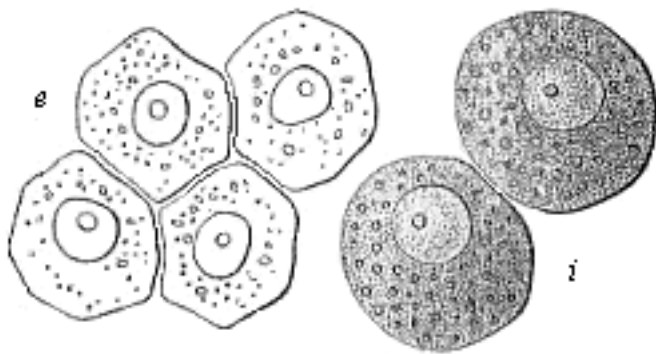


Fig. 108

Fig. 109

Рис. 108 - Четыре **энтодермические клетки** из эмбрионального пузырька кролика.

Рис. 109 - Две **энтодермические клетки** из эмбриональной везикулы кролика.

Характерную эмбриональную форму, которую демонстрирует развивающееся млекопитающее, до сих пор обычно называли "бластулой" (Bischoff), "мешковидным эмбрионом" (Baer), "пузырчатым эмбрионом" (*vesicula blastodermica*, или, кратко, *blastosphæra*). Стенка полого пузырька, состоящая из одного слоя клеток, была названа "бластодермой", и предполагалось, что она эквивалентна одноименному клеточному слою, который образует стенку настоящей бластулы амфиокса и многих беспозвоночных (например, *Monoxenia*, рис. 29 F, G). Раньше считалось, что настоящая бластула эквивалентна эмбриональному пузырьку млекопитающего. Однако это далеко не так. То, что называют "бластулой" у млекопитающих, и настоящая бластула у амфиокса и многих беспозвоночных - совершенно разные эмбриональные структуры. Последняя (бластула) является палингенетической и предшествует формированию гастролы. Первая (бластодермический пузырек) является ценогенетической и следует за гастрულიей. Глобулярная стенка бластулы является настоящей бластодермой и состоит из однородных (бластодермических) клеток; она еще не дифференцирована на два первичных зародышевых слоя. А вот глобулярная стенка пузырька млекопитающего - это дифференцированная эктодерма, и в одном месте в ней мы находим круглый диск из совершенно других клеток - энтодермы. Круглая полость, заполненная жидкостью, внутри настоящей бластулы - это сегментационная полость. А аналогичная полость внутри пузырька млекопитающего - это полость желточного пузыря, которая связана с зарождающейся полостью кишечника. Эта примитивная кишечная полость переходит непосредственно в сегментационную полость у млекопитающих в результате своеобразных кеногенетических изменений в их гастрულიи, которые мы рассматривали ранее (глава IX). По этим причинам очень важно признать вторичный эмбриональный пузырек у млекопитающих (*гастроцистис* или *бластоцистис*) как характерную структуру, свойственную этому классу, и тщательно отличать его от первичной бластулы амфиокса и беспозвоночных.

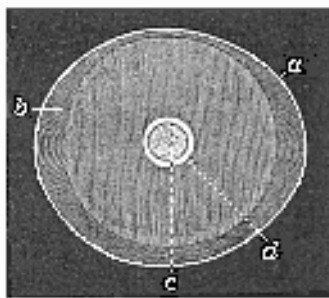


Fig. 110

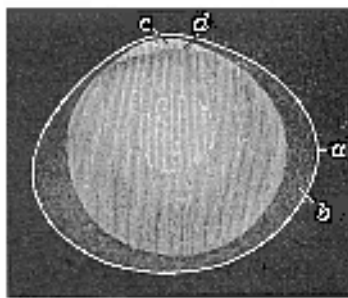


Fig. 111

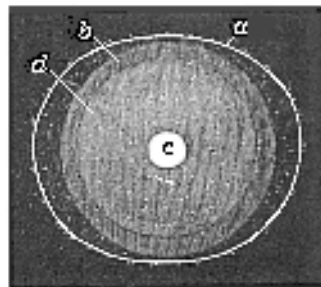


Fig. 112

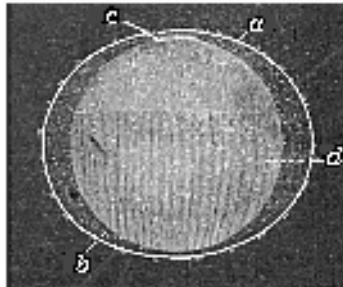


Fig. 113

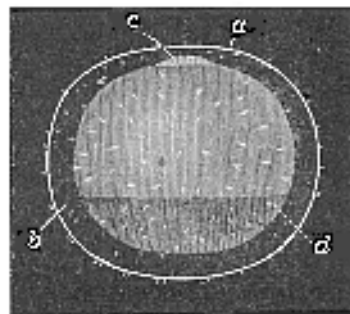


Fig. 114

Рис. 110 - Яйцеклетка **кролика** из матки, одна шестая дюйма в диаметре. Эмбриональный пузырек (b) немного отступил от гладкой оволеммы (a). В центре оволеммы мы видим круглый зародышевый диск (бластодиск, c), по краю которого (на рисунке d) уже начинает разрастаться внутренний слой эмбрионального пузырька. (Рис. 110-114 из Бишоффа.

Рис. 111 - та же яйцеклетка в профиль. Буквы как на рис. 110.

Рис. 112 - Яйцеклетка **кролика из матки**, диаметром в одну четвертую дюйма. Бластодерма уже по большей части двухслойная (b). Оволемма, или наружная оболочка, имеет ворсистую структуру (a).

Рис. 113 - Та же яйцеклетка в профиль. Буквы как на рис. 112.

Рис. 114 - Яйцеклетка **кролика из матки**, диаметром в треть дюйма. Эмбриональный пузырек теперь почти везде двухслойный (к), только внизу (у г) остается однослойным.

Маленькое, круглое, беловатое и непрозрачное пятно, которое образует желудочный диск (рис. 106) на определенной части поверхности чистого и прозрачного эмбрионального пузырька, давно известно науке и сравнивается с зародышевым диском у птиц и рептилий. Иногда его называют зародышевым диском, иногда зародышевым пятном, а обычно - зародышевой зоной. Из этой области происходит дальнейшее развитие эмбриона. Однако большая часть эмбрионального пузырька млекопитающего используется не непосредственно для построения последующего тела, а для строительства временного пупочного пузыря. Зародыш отделяется от нее по мере роста за ее счет; их соединяет только желточный проток (ножка желточного сачка), который поддерживает прямую связь между полостью пупочного пузыря и формирующейся висцеральной полостью (рис. 105).

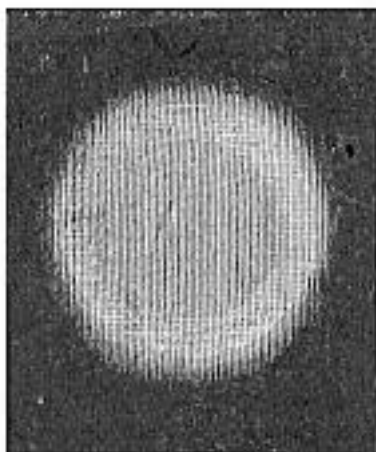


Fig. 115

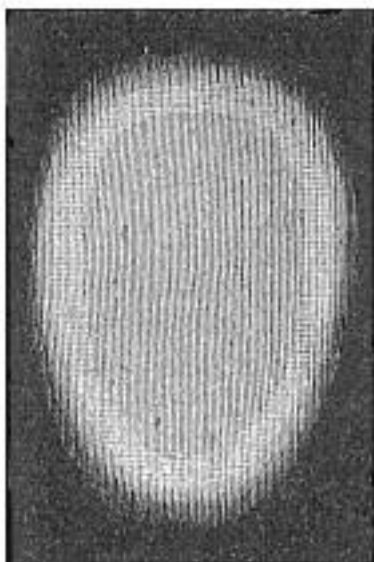


Fig. 116

Рис. 115 - Круглая **герминативная зона кролика**, разделенная на центральную светлую зону (*area pellucida*) и периферическую темную зону (*area opaca*). Светлая область кажется более темной из-за темного грунта, проступающего сквозь нее.

Рис. 116 - Овальная **область**, без непрозрачной беловатой границы темной области.

Зародышевая область или желудочный диск животного сначала состоит (как и зародышевый диск птиц и рептилий) только из двух первичных зародышевых слоев - эктодермы и энтодермы. Но вскоре в середине круглого диска между ними появляется третий слой клеток - зачаток среднего слоя или волокнистого слоя (*мезодермы*). Этот средний зародышевый слой с самого начала состоит, как мы видели в главе X, из двух отдельных эпителиальных пластинок - двух слоев кардиомиоцитов (париетального и висцерального). Однако у всех амниот (из-за большого образования желчи) эти тонкие средние пластинки так плотно прижаты друг к другу, что кажутся единым слоем. Таким образом, для амниот характерно, что середина зародышевой области состоит из четырех зародышевых слоев, двух ограничивающих (или первичных) слоев и среднего слоя между ними (рис. 96, 97). Эти четыре вторичных зародышевых слоя можно четко различить, как только на задней границе зародышевой зоны появляется так называемый серповидный желобок (или "эмбриональный серп"). Однако на границах зародышевой области млекопитающего состоит только из двух слоев. Остальная часть стенки эмбрионального пузырька поначалу (но лишь на короткое время у большинства млекопитающих) состоит из одного слоя - наружного зародышевого слоя.

Однако с этой стадии вся стенка эмбрионального пузырька становится двухслойной. Середина зародышевой зоны значительно утолщается за счет роста клеток средних слоев, а внутренний слой одновременно расширяется и увеличивается на границе диска по всему периметру. Прилегая вплотную к наружному слою на всем протяжении, он перерастает его внутреннюю поверхность во всех точках, покрывает сначала верхнее, затем нижнее полушарие и, наконец, смыкается в середине внутреннего слоя (рис. 110-114). Стенка эмбрионального пузырька теперь состоит из двух слоев клеток - эктодермы снаружи и энтодермы внутри. Только в центре круглой области, которая становится все толще и толще за счет роста средних слоев, она состоит из всех четырех слоев. В то же время на поверхности наружной оволеммы или прохориона, приподнятой над эмбриональным

пузырьком (рис. 112-114 а), откладываются небольшие бесструктурные ворсинки или бородавки.

Теперь мы можем не обращать внимания на наружную оволемму и большую часть пузырька, а сосредоточить свое внимание на зародышевой зоне и четырехслойном эмбриональном диске. Только здесь мы находим важные изменения, которые приводят к дифференциации первых органов. Не имеет значения, рассматриваем ли мы зародышевую зону млекопитающего (кролика, например) или зародышевый диск птицы или рептилии (ящерицы или черепахи). Эмбриональные процессы, которые мы сейчас рассмотрим, по сути, одинаковы у всех представителей трех высших классов позвоночных, которые мы называем амниотами. Человек в этом отношении сходен с кроликом, собакой, быком и т. д.; и у всех этих животных зародышевая область претерпевает в основном те же изменения, что и у птиц и рептилий. Наиболее часто и точно они изучаются у цыплят, поскольку мы можем иметь инкубированные куриные яйца в любом количестве на любой стадии развития. Более того, круглый зародышевый диск цыпленка сразу после начала инкубации (в течение нескольких часов) переходит от двухслойной к четырехслойной стадии, причем двухслойная мезодерма развивается из срединной примитивной борозды между эктодермой и энтодермой (рис. 82-95).



Fig. 117



Fig. 118

Рис. 117-Овальный **зародышевый диск кролика**, увеличенный. Поскольку тонкий полупрозрачный диск лежит на черном фоне, пеллюцидная область выглядит как темное кольцо, а непрозрачная область (лежащая вне ее) - как белое кольцо. Овальный щит в центре также выглядит беловатым, а по его оси мы видим темную медуллярную бороздку. (Из Бишоффа.)

Рис. 118- Грушевидный **зародышевый щит кролика** (восьмидневного возраста), увеличенный. *rf* медуллярная борозда. *pr* примитивная борозда (примитивное устье). (Из Кёлликера.)

Первое изменение в круглом зародышевом диске цыпленка заключается в том, что клетки по его краям размножаются более энергично и образуют в своей протоплазме более темные ядра. Это приводит к образованию темного кольца, более или менее резко отграниченного от светлого центра зародышевого диска (рис. 115). Отсюда последнее получило название "светлой зоны" (*area pellucida*), а более темное кольцо - "темной зоны" (*area opaca*). (При сильном освещении, как на рис. 115-117, светлая область кажется темной, потому что сквозь нее видна темная земля; а темная область кажется белее). Круглая форма области теперь

меняется на эллиптическую, а затем сразу на овальную (рис. 116, 117). Один конец кажется более широким и тупым, другой - более узким и заостренным; первый соответствует передней, а второй - задней части последующего тела. В то же время мы уже можем проследить характерную двустороннюю форму тела, антитезу правого и левого, переднего и заднего. Это становится понятнее благодаря "примитивной полоске", которая появляется на заднем конце.

На ранней стадии в середине прозрачной зародышевой области появляется непрозрачное пятно, которое также переходит от круглой к овальной форме. Сначала это щитовидное пятно очень тонкое и едва заметное, но вскоре оно становится более четким и теперь выделяется в виде овального щита, окруженного двумя кольцами или зонами (рис. 117). Внутреннее и более светлое кольцо - это остаток пеллюцидной области, а темное внешнее кольцо - остаток непрозрачной области; само непрозрачное щитообразное пятно - это первый зачаток спинной части зародыша. Мы даем ему краткое название эмбриональный щит или спинной щит. В большинстве работ этот эмбриональный щит описывается как "первый рудимент или след эмбриона" или "примитивный эмбрион". Но это неверно, хотя и опирается на авторитет Баера и Бишоффа.

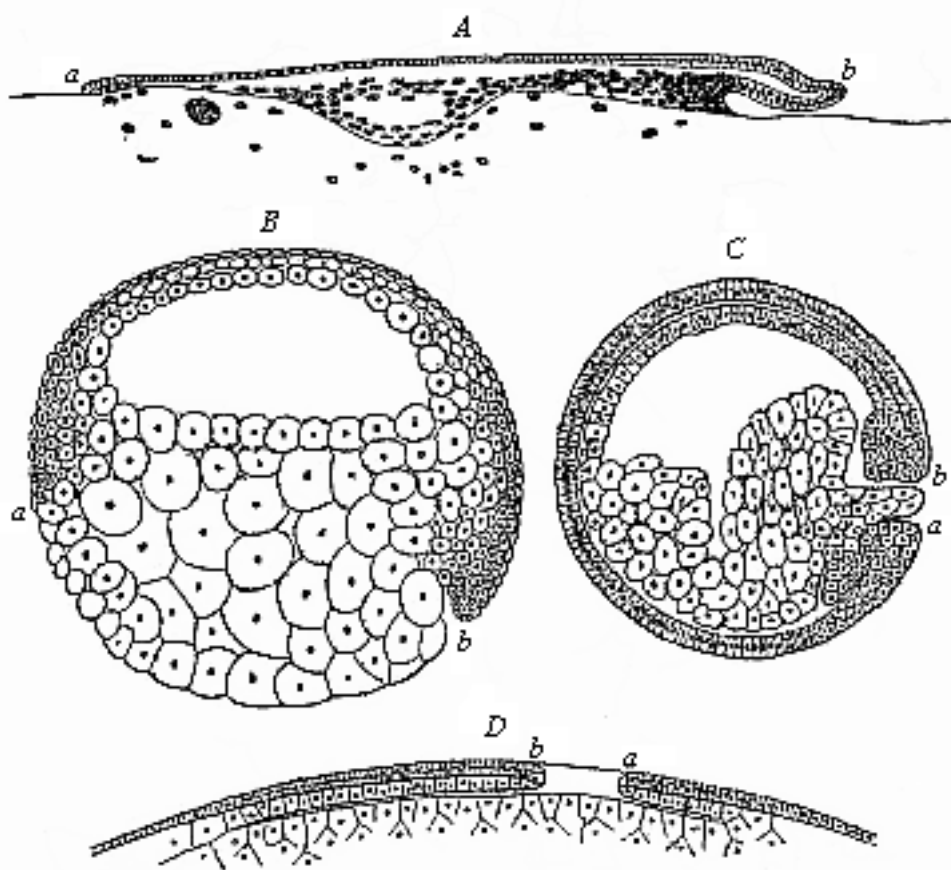


Рис. 119 - Средний **продольный разрез** гастролы четырех позвоночных. (Из Рабле.) А дискогастрола акулы (*Pristiurus*). В амфигастрола осетра (*Accipenser*). С амфигастрола амфибии (*Triton*). D эпигастрола амниота (схема). а вентральная, b дорсальная губа примитивного рта.

По сути, мы уже имеем эмбрион в стволовой клетке, гастрале и на всех последующих стадиях. Эмбриональный щиток - это просто первый зачаток спинной части, которая развивается раньше всех. Поскольку старые названия "эмбриональный зачаток" и "зародышевая область" используются в разных смыслах, что привело к фатальной путанице в

литературе по эмбриологии, мы должны очень четко объяснить реальное значение этих важных эмбриональных частей амниот. Это будет полезно сделать в виде ряда формальных принципов: - 1.

1. Так называемый "первый след эмбриона" у амниот, или эмбриональный щит, в центре пеллюцидной зоны, состоит лишь из ранней дифференциации и формирования средних спинных частей.
2. Следовательно, лучшее название для него - "спинной щит", как я уже давно предложил.
3. Зародышевая область, в которой на ранней стадии появляются первые эмбриональные кровеносные сосуды, не противопоставляется как внешняя область "собственно эмбриону", а является его частью.
4. Точно так же желточно-кишечный или пупочный пузырь - это не чужеродный внешний придаток эмбриона, а выносящая часть его примитивного кишечника.
5. Дорсальный щит постепенно отделяется от зародышевой области и желточного пузыря, его края растут вниз и складываются вместе, образуя вентральные пластинки.
6. Желточник и сосуды зародышевой области, которые вскоре распространяются по всей ее поверхности, являются, таким образом, настоящими эмбриональными органами, или временными частями зародыша, и имеют преходящее значение в связи с питанием растущего позднего организма; последний в отличие от них может быть назван "постоянным организмом".

Отношение этих ценогенетических особенностей амниот к палингенетическим структурам более древних неамниотических позвоночных может быть выражено в следующих тезисах: Первоначальная гастрולה, которая у акрании, циклостомы и амфибий полностью переходит в эмбриональное тело, у амниот рано разделяется на две части - эмбриональный щит, представляющий собой спинной контур постоянного тела, и временные эмбриональные органы зародышевой области и ее кровеносные сосуды, которые вскоре разрастаются по всему желточному пузырю. Различия, которые мы находим в различных классах позвоночных стебель в этих важных особенностей может быть полностью понят только тогда, когда мы имеем в виду их филогенетические отношения, с одной стороны, и, с другой стороны, кеногенетические модификации структуры, которые были вызваны изменениями в воспитании молодых и изменение массы пищи желтка.

В главе IX мы уже описывали изменения, которые это увеличение и уменьшение питательного желтка вызывает в форме гастролы, и особенно в положении и форме примитивного рта. Первоначально примитивный рот, или просома, представляет собой простое круглое отверстие на нижнем полюсе длинной оси; его дорсальная губа находится сверху, а вентральная - снизу. У амфиокса этот примитивный рот немного эксцентричен, или смещен в дорсальную сторону (рис. 39). У циклостомы и ганоидов отверстие увеличивается по мере роста пищевого желтка; у осетра оно лежит почти на экваторе круглого яйца, вентральная губа (а) впереди, а дорсальная (б) позади (рис. 119 б). В широкомордой, круглой дисковидной гастроле сельхозии или примитивных рыб, которая распространяется совершенно плоско на большом пищевом желтке, передняя полуокружность границы диска является вентральной, а задняя полуокружность - дорсальной губой (рис. 119 А). Земноводные амфибии непосредственно связаны со своими более ранними предками - рыбами - дипноустами и ганоидами, а также с древнейшими селлахиями (*Cestracion*); они сохранили полную неравную сегментацию и маленький примитивный рот (рис. 119 С, ab),

перекрытый желточной пробкой, лежит на границе дорсальной и вентральной поверхности зародыша (на нижнем полюсе его экваториальной оси) и снова имеет верхнюю дорсальную и нижнюю вентральную губы (*a*, *b*). Образование крупного пищевого желтка повторилось у стволовых форм амниот - протамниот или прорептилий, произошедших от амфибий (рис. 119 *D*). Но здесь накопление пищевого желтка происходило только в вентральной стенке примитивного кишечника, так что узкий примитивный рот, лежащий сзади, был вытеснен вверх и оказался на спине дисковидной "эпигаструлы" в виде "примитивного желобка"; таким образом (в отличие от селяхий, рис. 119 *A*) дорсальная губа (*b*) оказалась впереди, а вентральная (*a*) - сзади (рис. 119 *D*). Эта особенность передалась всем амниотам, независимо от того, сохранили ли они большой пищевой желток (рептилии, птицы и однопроходные) или утратили его в результате атрофии (живородящие млекопитающие).

Это филогенетическое объяснение гастрюляции и клоаки, а также сравнительное изучение их у различных позвоночных бросает ясный и полный свет на многие онтогенетические явления, относительно которых еще тридцать лет назад преобладали самые туманные и путанные мнения. В этом мы особенно видим высокую научную ценность биогенетического закона и тщательного разделения палингенетических и ценогенетических процессов. Для противников этого закона реальное объяснение этих удивительных явлений невозможно. Здесь, как и в любой другой части эмбриологии, истинный ключ к разгадке лежит в филогенезе.

Глава XIII. ДОРСАЛЬНОЕ ТЕЛО И ВЕНТРАЛЬНОЕ ТЕЛО

Самые ранние стадии человеческого зародыша, по уже указанным причинам, либо совсем неизвестны, либо известны нам лишь в общих чертах. Но поскольку последующие эмбриональные формы у человека ведут себя и развиваются так же, как и у всех остальных млекопитающих, не может быть ни малейшего сомнения в том, что и предшествующие стадии также аналогичны. Мы смогли увидеть в клоаке человеческого эмбриона (рис. 97) на поперечных срезах через его примитивный рот, что его две клоачные раковины развиты точно так же, как и у кролика (рис. 96); более того, своеобразный ход гастрюляции точно такой же.

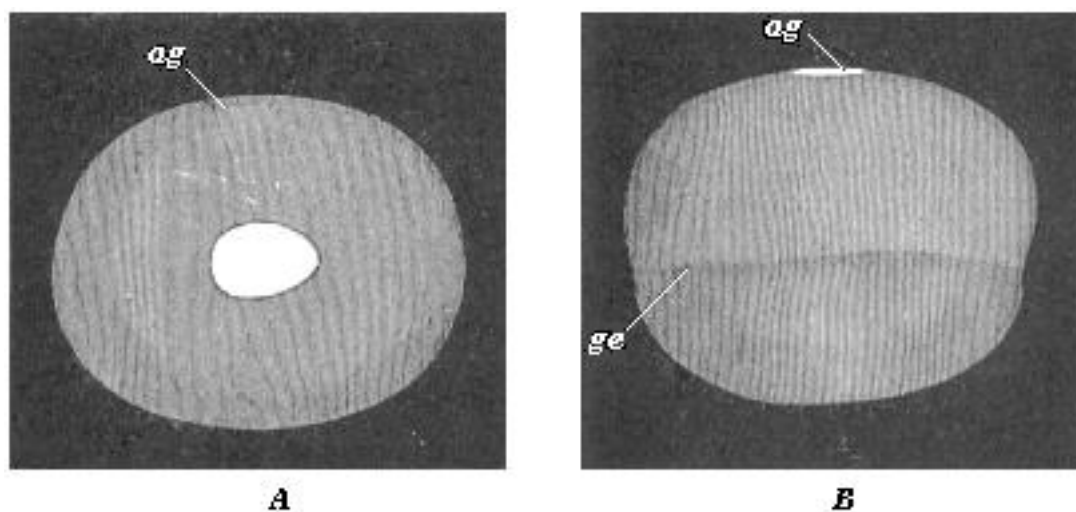


Рис. 120-Эмбриональная **везикула семидневного кролика с овальным эмбриональным щитком** (*ag*). *A* - вид сверху, *B* - сбоку. (Из Кёлликера.) *Ag* - дорсальный щит или

эмбриональное пятно. В *B* верхняя половина везикулы состоит из двух первичных зародышевых слоев, нижняя (до *ge*) - только из наружного слоя.

Зародышевая область формируется у человеческого эмбриона так же, как и у других млекопитающих, и в средней ее части находится эмбриональный щит, сущность которого мы рассматривали в главе XII. Следующие изменения в эмбриональном диске, или "эмбриональном пятне", происходят соответствующим образом. Именно эти изменения мы сейчас рассмотрим более подробно.

Главной частью овального эмбрионального щитка сначала является узкий задний конец; именно по средней линии его появляется примитивная полоска (рис. 121 *ps*). Узкая продольная борозда в ней - так называемая "примитивная борозда" - является, как мы уже видели, примитивным устьем гастролы. В гастроле эмбрионов млекопитающих, сильно измененных кеногенетически, эта щелевидная протома удлинняется настолько, что вскоре пересекает всю заднюю половину спинного щита, как мы видим у шести-восьмидневного эмбриона кролика (рис. 122 *pr*). Две вздутые параллельные границы, ограничивающие эту срединную борозду, - это боковые губы примитивного рта, правая и левая. Таким образом, вырабатывается билатерально-симметричный тип позвоночного. Последующая голова амниот развивается из более широкой и округлой передней половины спинного щита.

В этой передней половине спинного щита быстро появляется срединная борозда (рис. 123 *rf*). Это более широкая дорсальная борозда или медуллярная борозда, первое начало центральной нервной системы. Две параллельные дорсальные или медуллярные выпуклости, которые ее окружают, впоследствии срастаются ней и образуют медуллярную трубку. Как видно на поперечных срезах, она состоит только из наружного зародышевого слоя (рис. 95 и 136). Губы примитивного рта, однако, лежат, как мы знаем, в той важной точке, где наружный слой перегибается через внутренний, и откуда между первичными зародышевыми слоями вырастают два заглочных мешочка.

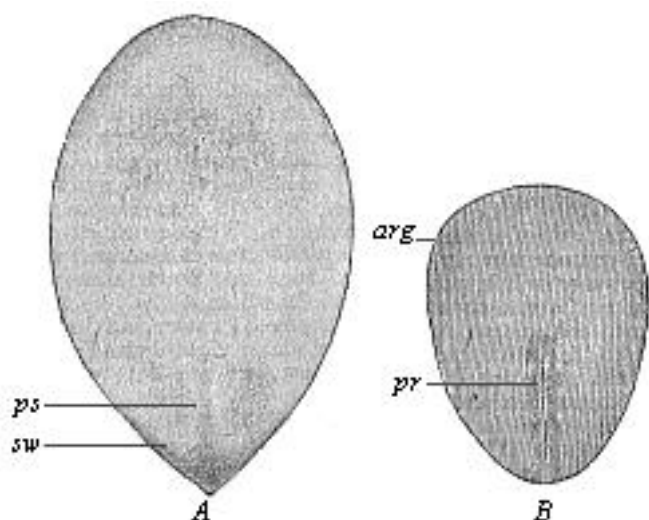


Рис. 121-Овальный **эмбриональный щит кролика** (*A* - шесть дней восемнадцать часов, *B* - восемь дней). (Из Келликера.) *ps* примитивная полоска, *pr* примитивная борозда, *arg* area germinalis, *sw* серповидный зародышевый вырост.

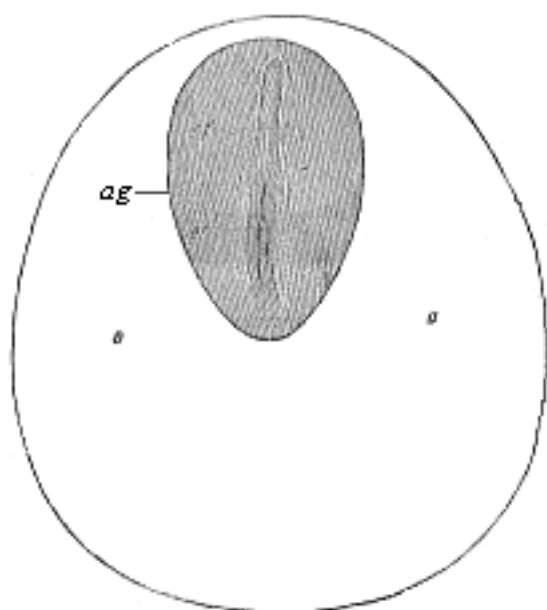


Fig. 122

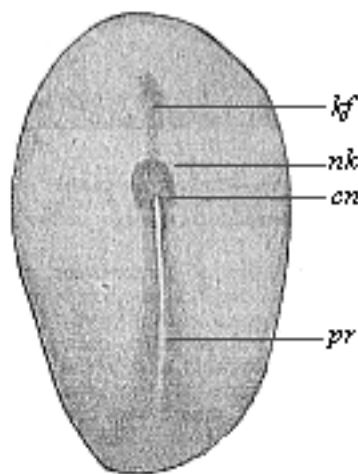


Fig. 123

Рис. 122-Дорсальный щит (*ag*) и зародышевая область восьмидневного эмбриона кролика. (Из Кёлликера.) *pr* primitive groove, *rf* dorsal furrow.

Рис. 123.- Эмбриональный щит восьмидневного кролика. (Из Ван Бенедена.) *pr* примитивная борозда, *cn* canalis neurentericus, *nk* nodus neurentericus (или "ганглий Хенсена"), *kf* головной отросток (хорда).

Таким образом, срединная примитивная борозда (*pr*) в задней половине и срединная медуллярная борозда (*Rf*) в передней половине овального щита - совершенно разные структуры, хотя последняя кажется поверхностному наблюдателю лишь передним продолжением первой. Поэтому раньше их всегда путали. Эта ошибка была тем более простительна, что сразу после этого две борозды действительно переходят друг в друга весьма примечательным образом. Точкой перехода является замечательный нейрентериальный канал (рис. 124 *cn*). Но установленная таким образом прямая связь длится недолго; вскоре они оказываются разделены перегородкой.

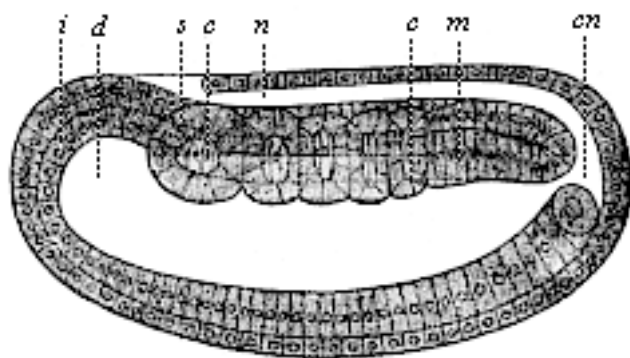


Рис. 124 - Продольный разрез тельца амфиокса (слева направо). *i* энтодерма, *d* примитивная кишка, *cn* медуллярный проток, *n* нервная трубка, *m* мезодерма, *s* первый примитивный сегмент, *c* тельце-сумки. (Из Хатшека.)

Загадочный нервный канал - очень древний эмбриональный орган, представляющий большой филогенетический интерес, поскольку он возникает одинаковым образом у всех хордовых (как у тунникообразных, так и у позвоночных). В каждом случае он соприкасается

или охватывает в виде дуги задний конец хорды, развившейся здесь спереди из средней линии примитивной кишки (между двумя складки серповидного желобка) ("головной процесс", рис. 123 *kl*). Эти очень древние и строго наследственные структуры, не имеющие сегодня физиологического значения, заслуживают (как "рудиментарные органы") нашего самого пристального внимания. Упорство, с которым бесполезный нейрентериальный канал передался человеку через весь ряд позвоночных, представляет одинаковый интерес для теории происхождения в целом и филогении хордовых в частности.

Связь, которую нейрентериальный канал (рис. 123 *cn*) устанавливает между дорсальной нервной трубкой (*n*) и вентральной кишечной трубкой (*d*), хорошо видна у амфиокса на продольном разрезе тельца, как только примитивный рот полностью закрывается на его заднем конце. Медуллярная трубка на этом этапе еще имеет отверстие на переднем конце - нейропор (рис. 83 *np*). Это отверстие также впоследствии закрывается. Таким образом, два полностью закрытых канала находятся друг над другом - медуллярная трубка сверху и желудочная трубка внизу, и оба они разделены хордой. Те же особенности, что и у акрании, проявляются у родственных туникат - асцидий.

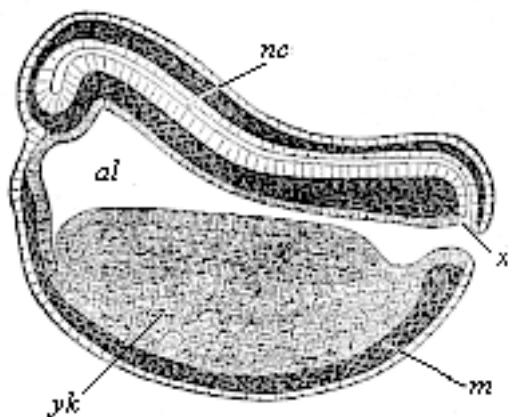


Рис. 125. Продольный **разрез хордулы лягушки**. (Из Бальфура). *nc* нервная трубка, *x* canalis neurentericus, *al* alimentary canal, *yk* yolk-cells, *m* mesoderm.

И снова мы находим нервно-мышечный канал в такой же форме и положении у амфибий. Продольный разрез молодого головастика (рис. 125) показывает, как мы можем проникнуть из еще открытого примитивного рта (*x*) либо в широкую примитивную кишечную полость (*al*), либо в узкую вышележащую нервную трубку. Чуть позже, когда примитивный рот закрыт, узкий нервный канал (рис. 126 *ne*) представляет собой дугообразное соединение между дорсальным костномозговым каналом (*mc*) и вентральным желудочным каналом.

У амниот эта первоначальная изогнутая форма нерентерического канала не встречается, поскольку здесь примитивный рот полностью переходит на дорсальную поверхность гастролы и превращается в продольную борозду, которую мы называем примитивным желобком. Таким образом, примитивная борозда (рис. 128 *pr*), рассмотренная сверху, оказывается прямым продолжением передней и более молодой медуллярной борозды (*я*). Расходящиеся задние ноги последней охватывают передний конец первой. После этого происходит полное закрытие примитивного рта, дорсальные выпуклости соединяются, образуя медуллярную трубку, и растут над ней. Затем нервно-мышечный канал в виде узкой дугообразной трубки (рис. 129 *ne*) ведет непосредственно от продолговатого мозга (*sp*) к желудочной трубке (*pag*). Непосредственно перед ним находится последний конец хорды (*cli*).

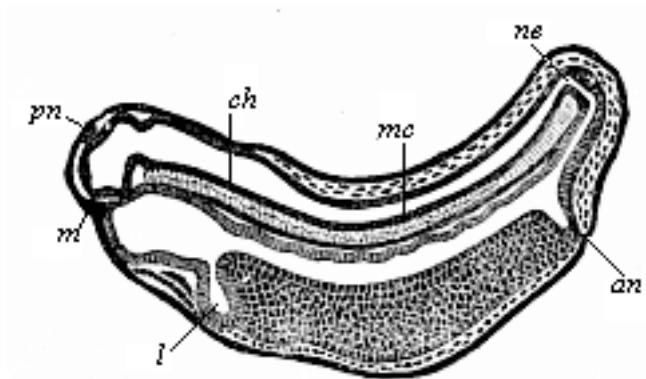


Рис. 126 - Продольный **разрез эмбриона лягушки**. (Из *Гетте*.) *m* рот, *l* печень, *anus*, *ne* canalis neurentericus, *mc* медуллярная трубка, *pn* шишковидное тело (эпифиз), *chorda*.

Пока эти важные процессы происходят в осевой части спинного щита, меняется и его внешняя форма. Овальная форма (рис. 117) становится похожей на подошву ботинка или сандалии, лировидной или пальцевидной (рис. 130). Средняя треть растет в ширину не так быстро, как задняя, и все же меньше, чем передняя, поэтому форма постоянного тела становится несколько узкой в талии. В то же время овальная форма зародышевой области возвращается к круглой, а внутренняя пеллюцидная область более четко отделяется от непрозрачной наружной (рис. 131 а). Завершение окружности в этой области знаменует собой предел формирования кровеносных сосудов в мезодерме.

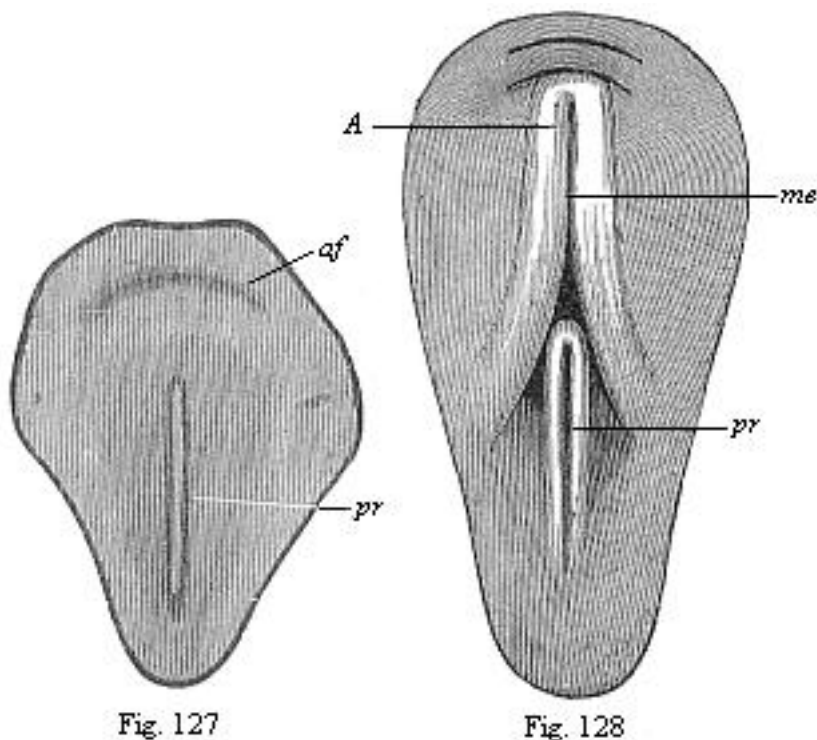


Рис. 127 и 128 - Спинной **щит птенца** (по *Бальфуру*). Медуллярная борозда (*me*), которая еще не видна на рис. 130, своим задним концом охватывает передний конец примитивной борозды (*pr*) на рис. 131).

Характерная сандалевидная форма спинного щита, определяемая узостью средней части и сравниваемая со скрипкой, лирой или подошвой обуви, сохраняется долгое время у всех амниот. Все млекопитающие, птицы и рептилии имеют практически одинаковое строение на этой стадии, и даже в течение более или менее периода после начала разделения

примитивных сегментов на тельцевые складки (рис. 132). Эмбриональный щиток человека принимает форму сандалии на второй неделе развития; к концу недели подошвенная форма эмбриона имеет длину около одной двенадцатой дюйма (рис. 133).

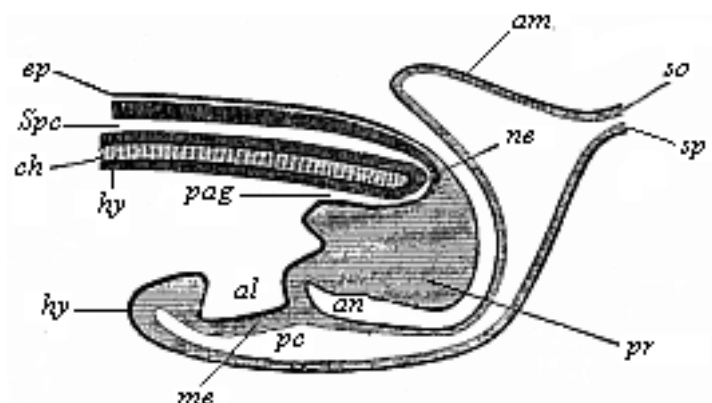


Рис. 129 - Продольный **разрез заднего конца цыпленка**. (Из Бальфура.) *sp* medullary tube, connected with the terminal gut (*pag*) by the neurenteric canal (*ne*), *ch* chorda, *pr* neurenteric (or Hensen's) ganglion, *al* allantois, *ep* ectoderm, *hy* entoderm, *so* parietal layer, *sp* visceral layer, *an* anus-pit, *am* amnion.

Полная двусторонняя симметрия тела позвоночных очень рано обозначается в овальной форме эмбрионального щита (рис. 117) срединной примитивной полосой; в сандалообразной форме она выражена еще сильнее (рис. 131-135). В боковых частях зародышевого щита становятся более явными темная центральная и более светлая периферическая зоны; первая называется стволовой (рис. 134), а вторая - теменной (*pz*); от первой мы получаем дорсальную, а от второй - вентральную половину стенки тела. Стволовую зону зародыша амниот правильнее было бы назвать спинной зоной или спинным щитом; из нее развивается вся спинная половина позднего тела (или постоянного тела) - то есть спинное тело (*эписома*). Опять же, "теменную зону" лучше называть вентральной зоной или вентральным щитом; из нее развиваются вентральные "боковые пластинки", которые впоследствии отделяются от эмбриональной пузырька и образуют вентральное тело (*hyposoma*), то есть вентральную половину постоянного тела, вместе с полостью тела и желудочным каналом, который оно окружает.

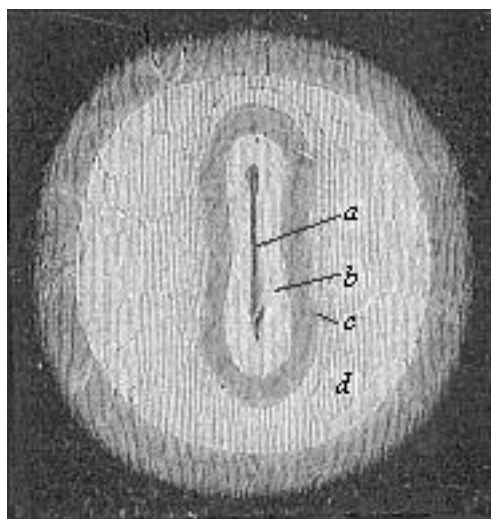


Рис. 130 - Зародышевая **область или зародышевый диск кролика, с подошвенным эмбриональным щитком**, увеличенный. Четкое круглое поле (*d*) - это непрозрачная область.

Пеллюцидная зона (в) имеет лировидную форму, как и сам эмбриональный щит (б). По ее оси проходит дорсальная борозда, или медуллярная борозда (а). (Из Бишоффа).

Подошвенные зародышевые щитки всех амниот на той стадии развития, которую иллюстрирует рис. 134 у кролика и рис. 135 у опоссума, еще настолько похожи друг на друга, что мы можем либо вообще не различать их, либо различать только по весьма незначительным особенностям в размерах различных частей. Более того, зародыш человека в форме сандалии на этой стадии нельзя отличить от зародышей других млекопитающих, и он особенно похож на зародыш кролика. С другой стороны, внешняя форма этих плоских сандалевидных эмбрионов сильно отличается от соответствующей формы низших животных, особенно акрании (амфиокса). Тем не менее, в существенных чертах строения это тело точно такое же, как и хордула последнего (рис. 83-86), а также эмбриональные формы, которые непосредственно развиваются из нее. Разительное внешнее различие здесь опять-таки связано с тем, что у палингенетических зародышей амфиокса (рис. 83, 84) и амфибий (рис. 85, 86) стенки кишечника и тела с самого начала образуют замкнутые трубки, тогда как у ценогенетических зародышей амниот они вынуждены расширяться на поверхности в листовидном направлении из-за большого удлинения пищевого желтка.

Тем более примечательно, что раннее разделение дорсальной и вентральной половин происходит одинаково жестко наследственно у всех позвоночных. И у *acrania*, и у *craniota* спинное тело примерно в этот период отделяется от вентрального. В средней части тела это разделение уже произошло за счет строительства хорды между спинной нервной трубкой и вентральным каналом. Но в наружной, или боковой, части тела оно происходит только в результате разделения кишечнополостных на два отдела - дорсальный *эписомит* (дорсальный сегмент или проverteбр) и вентральный *гипосомит* (или вентральный сегмент) с помощью фронтального сужения. У амфиокса каждый из первых образует мускульный мешок, а каждый из вторых - половой мешок или гонаду.

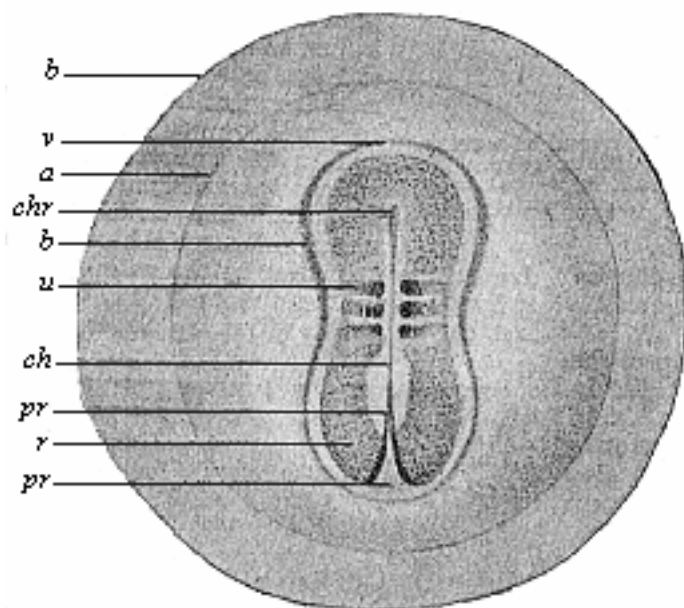


Fig. 131

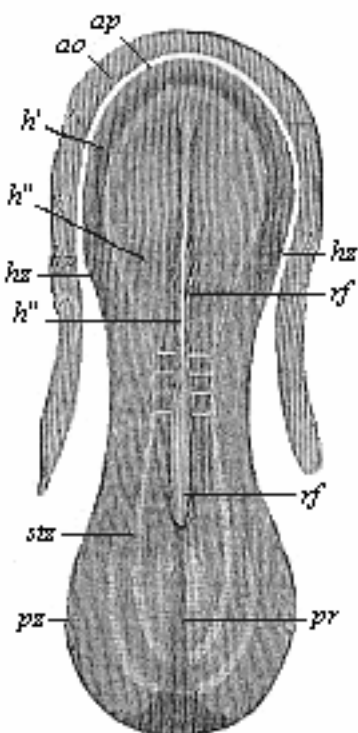


Fig. 132

Рис. 131-Эмбрион **опоссума**, шестидесятичасовой давности, одна шестая дюйма в диаметре. (Из Селенки) *b* шаровидный эмбриональный пузырек, *a* круглая зародышевая область, *b* граница вентральных пластинок, *r* спинной щиток, *v* его передняя часть, *u* первый примитивный сегмент, *ch* *chorda*, *chr* его передний конец, *pr* примитивный желобок (или рот).

Рис. 132-Сандалообразный **эмбриональный щит восьмидневного кролика** с передней частью зародышевой области (*ao* - непрозрачная, *ap* - пеллюцидная). (По Келлиkerу.) *rf* дорсальная борозда, в середине медуллярной пластинки, *h*, *pr* примитивная борозда (устье), *stz* дорсальная (стволовая) зона, *pz* вентральная (теменная) зона. В узкой средней части можно увидеть первые три примитивных сегмента.

Эти важные процессы дифференцировки в мезодерме, которые мы рассмотрим более подробно в следующей главе, протекают шаг за шагом с интересными изменениями в эктодерме, в то время как энтодерма поначалу меняется мало. Изучать эти процессы лучше всего на поперечных срезах, сделанных вертикально к поверхности через подошвенный эмбриональный щит. На таком поперечном срезе эмбриона цыпленка в конце первого дня инкубации слой кишечной железы представляет собой очень простой эпителий, который, как лист, расстилается по наружной поверхности пищевого желтка (рис. 92). Хорда (*chorda*) отделилась от дорсальной средней линии энтодермы; справа и слева от нее находятся две половины мезодермы, или две шеечные складки. Узкая расщелина в последней обозначает полость тела (*uw*); она разделяет две пластинки лобной сумки - нижнюю (висцеральную) и верхнюю (париетальную). Широкая дорсальная борозда (*rf*), образованная медуллярной пластинкой (*m*), еще широко открыта, но отделена от латеральной роговой пластинки (*h*) параллельными медуллярными выбуханиями, которые со временем смыкаются.

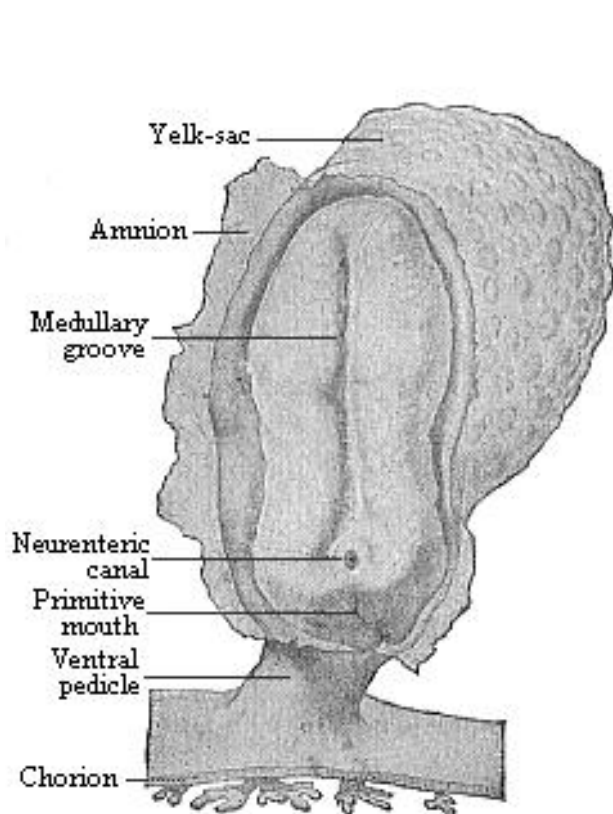


Fig. 133

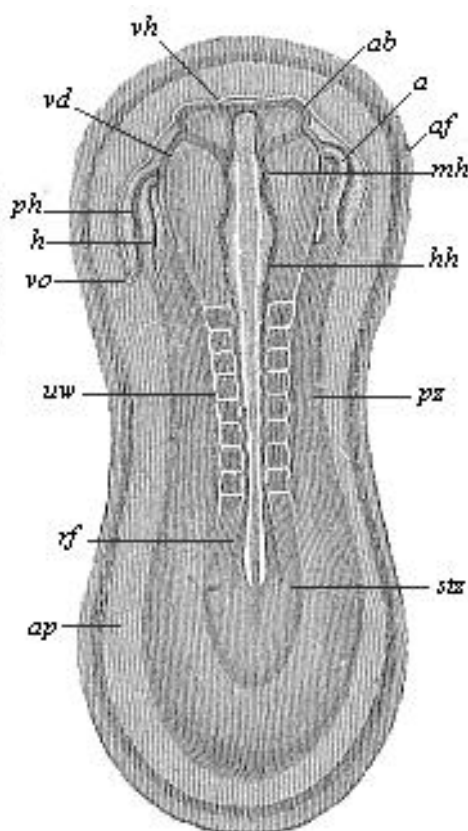


Fig. 134

Рис. 133 - Человеческий **эмбрион на стадии сандали**, длиной в одну двенадцатую дюйма, с конца второй недели, увеличенный. (От графа Шпее.)

Рис. 134-Сандалообразный **эмбриональный щиток девятидневного кролика**. (Из

Келликера.) (Вид сзади сверху.) Стволовая зона или дорсальный щит (с восемью парами примитивных сегментов), теменная или вентральная зона, пеллюцидная зона, амнионная складка, сердце, перикардальная полость, омфало-брыжеечная вена, глазные яблоки, передний мозг, средний мозг, задний мозг, примитивные сегменты (или позвонки).

В ходе этих процессов происходят важные изменения в наружном зародышевом слое ("кожно-чувственном слое"). Продолжающийся рост и увеличение дорсальных выпуклостей приводит к тому, что их верхние части сгибаются у своих свободных границ, сближаются (рис. 136 и) и, наконец, объединяются. Так в конце концов из открытой спинной борозды, верхняя расщелина которой становится все более узкой, получается замкнутая цилиндрическая трубка (рис. 137 *мр*). Эта трубка имеет огромное значение, она является началом центральной нервной системы, головного и спинного мозга, *медуллярной трубки*. Раньше этот эмбриональный факт считался очень загадочным. Сейчас мы увидим, что в свете теории происхождения это вполне естественный процесс. Филогенетическое объяснение его заключается в том, что центральная нервная система - это орган, с помощью которого осуществляется вся связь с внешним миром, все психические действия и восприятия; следовательно, она должна была первоначально развиться из внешней и верхней поверхности тела, или из наружной кожи. Медуллярная трубка впоследствии полностью отделяется от наружного зародышевого слоя, окружается средними частями позвонков и вдавливается внутрь (рис. 146). Оставшаяся часть кожно-чувственного слоя (рис. 93 *h*) теперь называется роговой пластинкой или роговым слоем, так как из нее развивается вся наружная кожа или эпидермис со всеми его роговыми придатками (ногтями, волосами и т. д.).

Совершенно другой орган - *проренальный* (примитивный почечный) *проток* (*ung*) - развивается на ранней стадии из эктодермы. Первоначально это довольно простой, трубкообразный, длинный проток, или прямой канал, который проходит спереди назад с каждой стороны провера (с наружной стороны, рис. 93, *унг*). Он берет начало, по-видимому, из роговой пластинки на стороне медуллярной трубки, в щели, которую мы находим между повертебральной и латеральной пластинками. Проток надпочечника виден в этой щели даже в момент отрыва медуллярной трубки от роговой пластинки. Другие наблюдатели считают, что первый след его идет не от кожно-чувственного, а от кожно-волокнистого слоя.

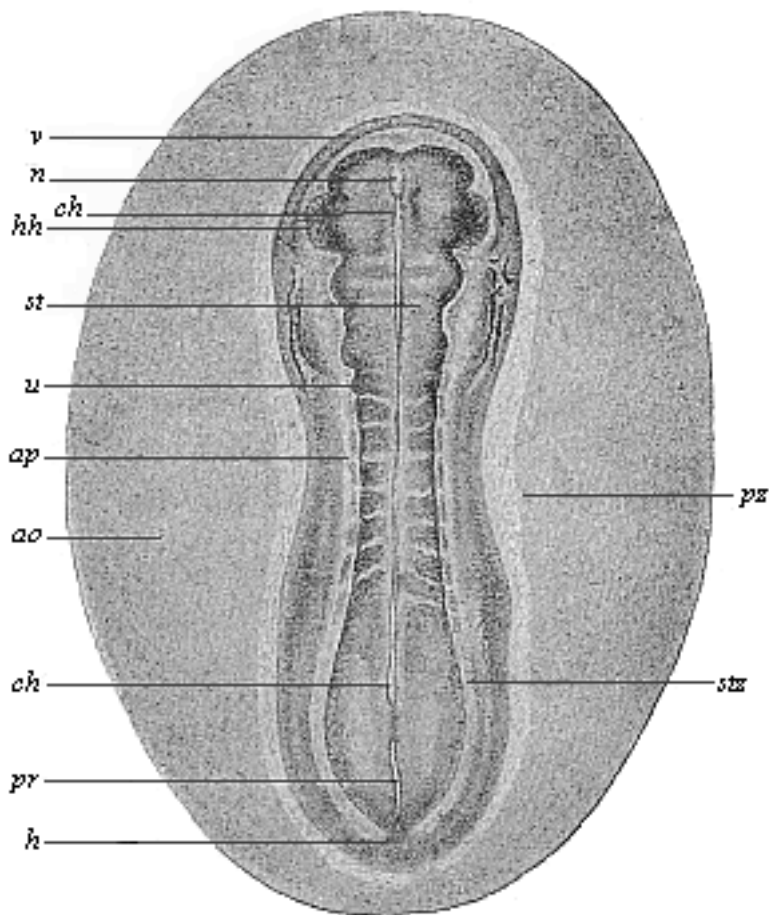


Рис. 135-Сандалообразный **эмбриональный щит опоссума (*Didelphys*)** в возрасте трех дней. (Из Селенки.) (Вид сзади сверху.) *stz* створчатая зона или дорсальный щит (с восемью парами примитивных сегментов), *pz* теменная или вентральная зона, *ap* пеллюцидная область, *ao* непрозрачная область, *hh* половинки сердца, *v* передний конец, *hind* конец. По срединной линии мы видим хорду (*chorda*) через прозрачную медуллярную трубку (*m*). *u* примитивный сегмент, *pr* примитивная полоска (или примитивное устье).

Внутренний зародышевый слой, или слой кишечных волокон (рис. 93 *dd*), остается неизменным во время этих процессов. Однако немного позже в нем появляется довольно плоское, напоминающее бороздку углубление по средней линии эмбрионального щита, непосредственно под хордой. Это углубление называется желудочной бороздой или бороздкой. Это сразу же указывает на будущее место этого зародышевого слоя. По мере того как эта вентральная борозда постепенно углубляется, а ее нижние края загибаются друг к другу, она формируется в замкнутую трубку, пищеварительный канал, подобно тому как медуллярная борозда перерастает в медуллярную трубку. Слой кишечных волокон (рис. 137 *f*), который лежит на слое кишечной железы (*d*), естественно, следует за ним в своем складывании. Более того, зарождающаяся стенка кишечника состоит с самого начала из двух слоев - внутреннего слоя кишечной железы и наружного слоя кишечной клетчатки.

Образование пищеварительного канала до такой степени напоминает образование медуллярной трубки: в обоих случаях на средней линии плоского слоя сначала возникает прямой желоб или борозда. Затем края этой борозды загибаются друг к другу и соединяются, образуя трубку (рис. 137). Но на самом деле эти два процесса очень разные. Медуллярная трубка закрывается по всей длине и образует цилиндрическую трубку, тогда как пищеварительный канал остается открытым посередине, и его полость долгое время

продолжает соединяться с полостью эмбрионального пузырька. Открытое соединение между этими двумя полостями закрывается только на очень поздней стадии, при построении пупка. Закрытие продолговатой трубки происходит с двух сторон, края желобка соединяются справа и слева. Но закрытие пищеварительного канала происходит не только справа и слева, но и спереди и сзади, края вентрального желобка срастаются со всех сторон по направлению к пупку. Во всех трех высших классах позвоночных весь этот процесс строительства кишечника тесно связан с формированием пупка, или с отделением эмбриона от желточно-крестцового или пупочного пузыря.

Чтобы получить ясное представление об этом, необходимо тщательно разобраться в отношении эмбрионального щита к зародышевой области и пупочному пузырю. Лучше всего это можно сделать, сравнив пять стадий, которые показаны в продольном разрезе на рис. 138-142. Эмбриональный щит (с), который сначала очень слабо выступает над поверхностью зародышевой зоны, вскоре начинает подниматься над ней и отделяться от эмбриональной везикулы. В этот момент эмбриональный щит, если смотреть на него со спинной поверхности, все еще имеет первоначальную простую сандалообразную форму (рис. 133-135). Мы еще не видим никаких следов сочленения головы, шеи, туловища и т. д. или конечностей. Но эмбриональный щит сильно увеличился в толщину, особенно в передней части. Теперь он имеет вид толстой, овальной припухлости, сильно изогнутой над поверхностью зародышевой области. Он начинает полностью отделяться от эмбриональной везикулы, с которой он соединен вентральной поверхностью. По мере этого отделения спинка все больше изгибается; по мере роста зародыша эмбриональная везикула уменьшается, и в конце концов она просто свисает в виде маленькой везикулы с брюшка зародыша (рис. 142 ds). Вследствие движений роста, вызывающих это разделение, на поверхности везикулы образуется желобообразное углубление - *ограничительная борозда*, которая окружает везикулу в виде ямки, а снаружи этой ямки образуется круглый бугор или плотина (рис. 139 ks) за счет приподнимания прилежащих частей зародышевой везикулы.

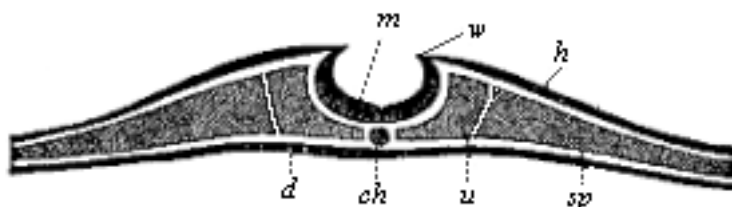


Рис. 136 - Поперечный **срез эмбрионального диска цыпленка** в конце первого дня инкубации, увеличенный. Края медуллярной пластинки (*m*), медуллярные выбухания (*w*), отделяющие медуллярную пластинку от роговой (*h*), загибаются друг к другу. С каждой стороны хорды (*chorda*) примитивные сегментные пластинки (*u*) отделены от латеральных пластинок (*sp*). Кишечно-железистый слой. (Из Ремака.)

Чтобы лучше понять этот важный процесс, мы можем сравнить эмбрион с крепостью с окружающими ее валом и рвом. Ров состоит из наружной части зародышевой области и заканчивается в том месте, где эта область переходит в пузырек. Важная складка среднего зародышевого слоя, которая приводит к образованию полости тела, распространяется за пределы зародыша на всю зародышевую область. Сначала этот средний слой доходит до зародышевой области; вся остальная часть эмбриональной везикулы состоит вначале только из двух первоначальных ограничивающих слоев, наружного и внутреннего зародышевых слоев. Следовательно, до зародышевой области зародышевый слой распадается на две пластинки, которые мы уже распознали в нем, - наружный слой кожных волокон и внутренний слой кишечных волокон. Эти две пластинки значительно расходятся,

между ними скапливается прозрачная жидкость (рис. 140 *am*). Внутренняя пластинка, слой кишечных волокон, остается на внутреннем слое эмбрионального пузырька (на слое кишечной железы). Наружная пластинка, кожно-волоконный слой, лежит близко к наружному слою зародышевой зоны, или кожно-чувствительному слою, и отделяется вместе с ним от эмбриональной везикулы. Из этих двух объединенных наружных пластинок образуется непрерывная мембрана. Это и есть круглый бугор, который поднимается все выше и выше вокруг всего зародыша и, наконец, соединяется над ним (рис. 139-142 *am*). Возвращаясь к нашей иллюстрации крепости, мы должны представить, что круговой вал необычайно высок и возвышается над крепостью. Его края изгибаются, как гребни нависающей скальной стены, которая должна была бы окружать крепость; они образуют глубокую впадину и, наконец, соединяются вверху. В итоге крепость целиком лежит в углублении, образовавшемся в результате роста краев этого большого вала.

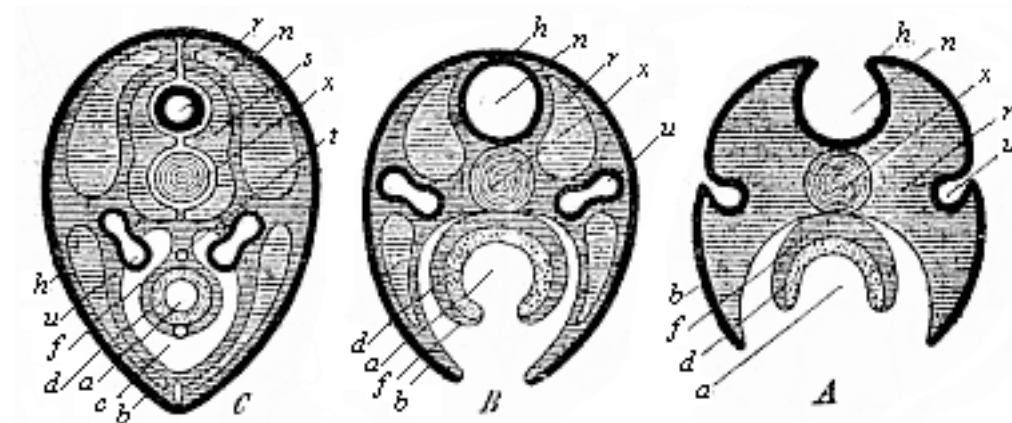


Рис. 137 - Три **диаграммных поперечных среза эмбрионального диска** высшего позвоночного, показывающих происхождение трубчатых органов из сгибающихся зародышевых слоев. На рис. А продолговатая трубка (*n*) и пищеварительный канал (*a*) представляют собой еще открытые желобки. На рис. В продолговатая трубка (*n*) и дорсальная стенка закрыты, а алиментарный канал (*a*) и вентральная стенка открыты; проренальные протоки (*u*) отделены от роговой пластинки (*h*) и внутренне соединены с сегментарными проренальными каналами. На рис. С закрыты как медуллярная трубка и дорсальная стенка вверху, так и алиментарный канал и вентральная стенка внизу. Все открытые желобки превратились в закрытые трубки; примитивные почки направлены внутрь. Буквы имеют одинаковое значение на всех трех рисунках: *h* кожно-сенсорный слой, *n* продолговатая трубка, *u* проренальные протоки, *x* осевой стержень, *s* примитивный позвонок, *r* дорсальная стенка, *b* вентральная стенка, *c* полость тела или соелота, *f* слой кишечной клетчатки, *t* примитивная артерия (аорта), *v* примитивная вена (подкишечная вена), *d* слой кишечной клетчатки, *a* алиментарный канал.

Так как два наружных слоя зародышевой зоны поднимаются по складкам вокруг зародыша и соединяются над ним, то в конце концов они образуют вокруг него просторную мембрану, похожую на мешок. Эта оболочка получила название зародышевой мембраны, или водной мембраны, или *амниона* (рис. 142 *am*). Зародыш плавает в водянистой жидкости, которая заполняет пространство между зародышем и амнионом и называется амниотической жидкостью (рис. 141, 142 *a*). Об этом удивительном образовании и об аллантоисе мы поговорим позже (глава XV). Перед аллантоисом от открытого живота зародыша начинается желточно-сальниковая или пупочная ямка (*ds*), остаток первоначальной эмбриональной ямки (рис. 138 *kh*). У более развитых зародышей, у которых стенка желудка и брюшная стенка почти закрыты, он свисает из пупочного отверстия в виде маленького пузырька с ножкой

(рис. 141, 142 ds). Чем больше растет эмбрион, тем меньше становится вителлиновый (желточный) мешок. Сначала эмбрион выглядит как маленький придаток большой эмбриональной везикулы. Впоследствии именно желточный мешок, или остаток эмбрионального пузырька, кажется маленьким мешочком, похожим на придаток эмбриона (рис. 142 ds). В конце концов он перестает иметь какое-либо значение. Очень широкое отверстие, через которое желудочная полость сначала сообщается с пупочным пузырем, становится все более и более узким и, наконец, исчезает совсем. *Пупок* - небольшое углубление, напоминающее ямку, которое мы находим у развитого человека в середине брюшной стенки, - это место, где остаток эмбрионального пузырька (пупочного) первоначально входил в брюшную полость и соединялся с растущим кишечником.

Зарождение пупка совпадает с полным закрытием наружной брюшной стенки. У амниот вентральная стенка возникает так же, как и спинная. Обе они образованы в основном из кожно-волокнутого слоя, а снаружи покрыты роговой пластинкой - пограничным участком кожно-чувственного слоя. Обе они возникают результате превращения четырех плоских зародышевых слоев эмбрионального щита в двойную трубку путем складывания в противоположных направлениях; вверху, сзади, мы имеем позвоночный канал, который окружает медуллярную трубку, а внизу, в брюшной полости, - стенку полости тела, содержащую пищеварительный канал (рис. 137).

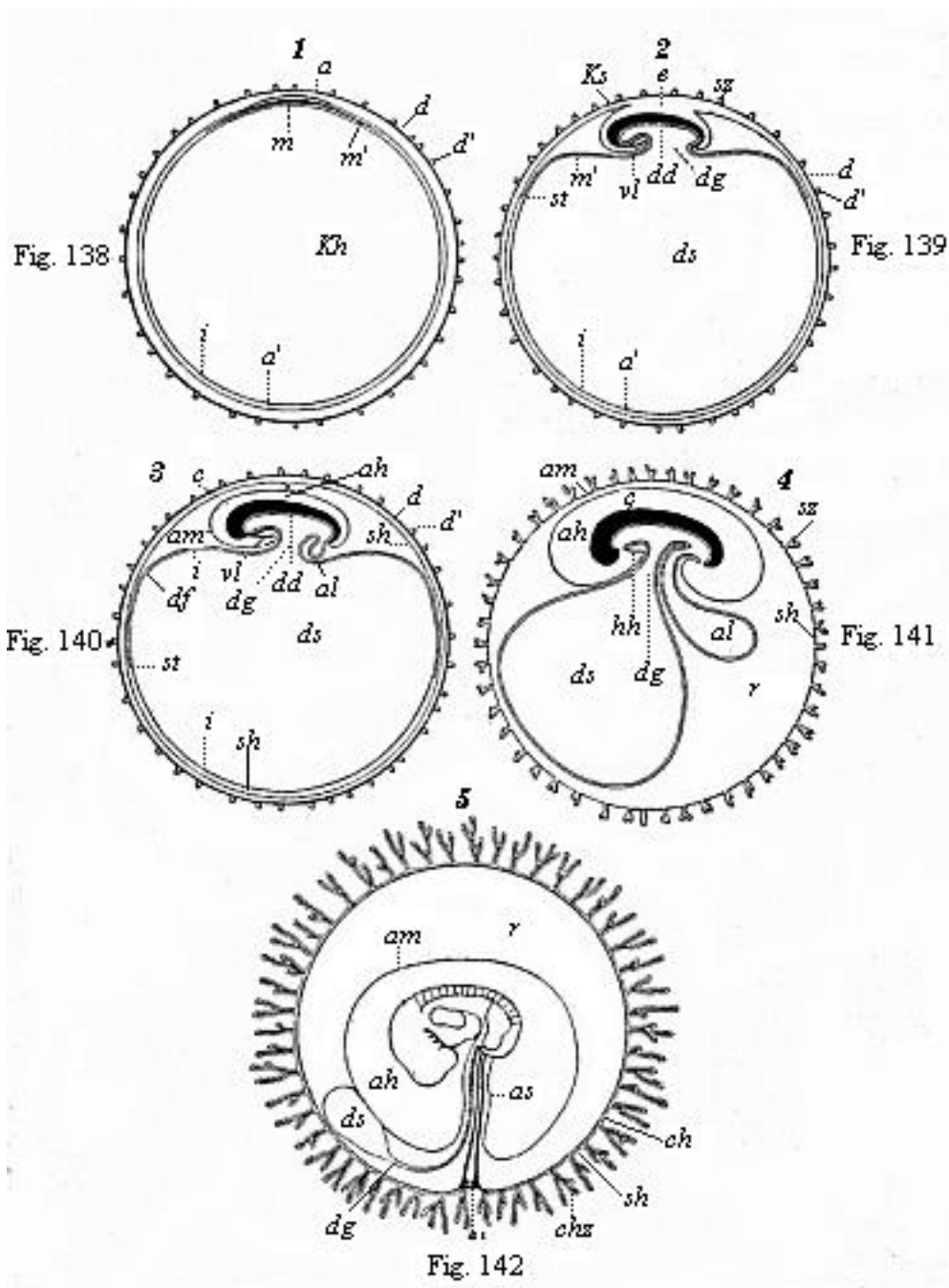


Рис. 138-142 - пять **диаграммных продольных разрезов созревающего зародыша млекопитающего и его оболочек**. На рис. 138-141 продольный разрез проходит через сагиттальную или срединную плоскость тела, разделяя правую и левую половины; на рис. 142 эмбрион виден с левой стороны. На рис. 138 прохорион (dd') окружен зародышевым пузырьком, стенка которого состоит из двух первичных слоев. Между наружным (a) и внутренним (i) слоями в области зародышевой зоны развит средний слой (m). На рис. 139 зародыш (e) начинает отделяться от эмбрионального пузырька (ds), а вокруг него поднимается стенка амниотической складки (спереди - головная оболочка, ks , сзади - хвостовая оболочка, ss). На рис. 140 края амниотической складки (am) поднимаются вместе над спиной эмбриона и образуют амниотическую полость (ah); по мере того как эмбрион все более полно отделяется от плодного пузыря (ds), формируется алиментарный канал (dd), из заднего конца которого вырастает аллантаис (al). На рис. 141 аллантаис больше, желточный пузырь (ds) меньше. На рис. 142 у эмбриона видны жаберные щели и очертания двух ног; хорион образован ветвящимися ворсинками ($tufts$). На всех четырех рисунках e - эмбрион, a

наружный зародышевый слой, *m* средний зародышевый слой, *i* внутренний зародышевый слой, *am* амнион (*ks* головная оболочка, *ss* хвостовая оболочка), *ah* амниотическая полость, *as* амниотическая оболочка пуповины, *kh* эмбриональный пузырек, *ds* желточный мешок (пупочный пузырек), *dg* стекловидный проток, *df* слой кишечной клетчатки, *dd* слой кишечных желез, *al* аллантаис, *vl=hh* место сердца, *d* вителлиновая мембрана (оволемма или прохорион), *d'* ворсинки или ворсинки того же, *sh* серозная мембрана (серолемма), *sz* ворсинки того же, *ch* хорион, *chz* ворсинки или ворсинки, *st* терминальная вена, *r* перицелом или сероцелом (пространство, заполненное жидкостью, между амнионом и хорионом). (Из Кёлликера.)

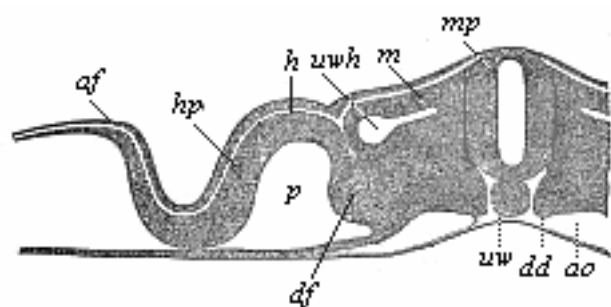


Fig. 143

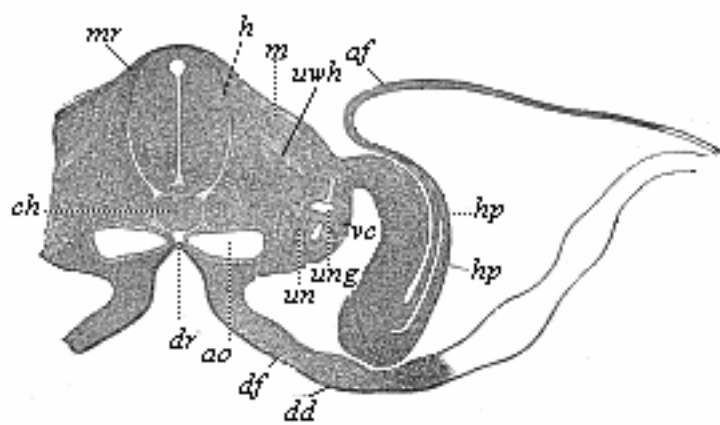


Fig. 144

Рис. 143-144 - Поперечные **срезы эмбрионов** (цыплят). Рис. 143 - второй, рис. 144 - третий, рис. 145 - четвертый, рис. 146 - пятый день инкубации. Рис. 143-145 из *Kölliker*, увеличенные; рис. 146 из *Remak*, увеличенные. Роговая пластинка, *mr* медуллярная трубка, *ung* проренальный проток, *un* проренальные пузырьки, *hp* кожно-волоконный слой, *m=mu=mp* мышечная пластинка, *uw* позвоночная пластинка (*wh* кожный зачаток тела позвонка, *wb* дуга позвонка, *wq* ребро или поперечное продолжение), *uw* позвоночная полость, *ch* осевой стержень или хорда, *sh* хорда-влагалище, *bh* брюшная стенка, *g* задний и *v* передний корешки спинномозговых нервов, *a=af=am* амниотическая складка, *p* полость тела или келомы, *df* слой кишечной клетчатки, *ao* примитивные аорты, *sa* вторичные аорты, *vc* кардинальные вены, *d=dd* слой кишечной оболочки, *dr* желудочная борозда. На рис. 143 опущена большая часть правой половины, на рис. 144 - большая часть левой половины разреза. Из желточно-сальниковой сумки или оставшейся части эмбрионального пузырька ниже показан лишь небольшой участок стенки.

Сначала мы рассмотрим формирование дорсальной стенки, а затем вентральной (рис. 143-147). В середине дорсальной поверхности зародыша первоначально, как мы уже знаем, находится медуллярная трубка (*mr*), расположенная непосредственно под роговой

пластинкой (*h*), из средней части которой она была развита. Однако позже между этими первоначально соединенными частями справа и слева вырастают повертебральные пластинки (*uw*) (рис. 145, 146). Верхние и внутренние края двух повертебральных пластин проталкиваются между роговой пластиной и костномозговой трубкой, оттесняют их друг от друга и, наконец, соединяются между собой швом, который соответствует средней линии спины. Слияние этих двух дорсальных пластин и закрытие посередине спинной стенки происходит так же, как и у костномозговой трубки, которая отныне заключена в позвоночную трубку. Таким образом, формируется спинная стенка, а костномозговая трубка занимает положение внутри тела. Таким же образом вокруг хорды нарастает провизорная масса, образуя позвоночный столб. Ниже этого внутреннего и наружного края позвоночная пластинка распадается с каждой стороны на две горизонтальные пластинки, из которых верхняя проталкивается между хордой и продолговатым мозгом, а нижняя - между хордой и желудочной трубкой. Так как пластинки сходятся с обеих сторон над и под хордой, они полностью охватывают ее и образуют трубчатую, наружную хорду-оболочку, из которой формируется позвоночный столб (*perichorda*, рис. 137 C, c; рис. 145 *uw*, 146).

В построении вентральной стенки мы находим точно такие же процессы, как и в формировании спинной стенки (рис. 137 B, рис. 144 *hp*, рис. 146 *bh*). Она формируется на плоском эмбриональном щите амниот из верхних пластинок теменной зоны. Правая и левая теменные пластинки загибаются вниз, навстречу друг другу, и растут вокруг кишки так же, как закрывается сама кишка. Наружная часть латеральных пластинок образует вентральную стенку или нижнюю стенку тела, две латеральные пластинки значительно изгибаются с внутренней стороны амниотической складки и растут навстречу друг другу справа и слева. В то время как пищеварительный канал закрывается, стенка тела также закрывается со всех сторон. Поэтому брюшная стенка, которая охватывает всю брюшную полость снизу, состоит из двух частей - двух боковых пластинок, которые загибаются друг к другу. Они приближаются друг к другу по всей длине и, наконец, встречаются у пупка. Поэтому следует различать два пупка - внутренний и наружный. Внутренний, или кишечный, пупок - это конечная точка смыкания стенок кишечника, которая прекращает открытое сообщение между брюшной полостью и полостью желточно-кишечного тракта (рис. 105). Наружный пупок в коже является окончательной точкой закрытия брюшной стенки; он виден в развитом теле в виде небольшого углубления.

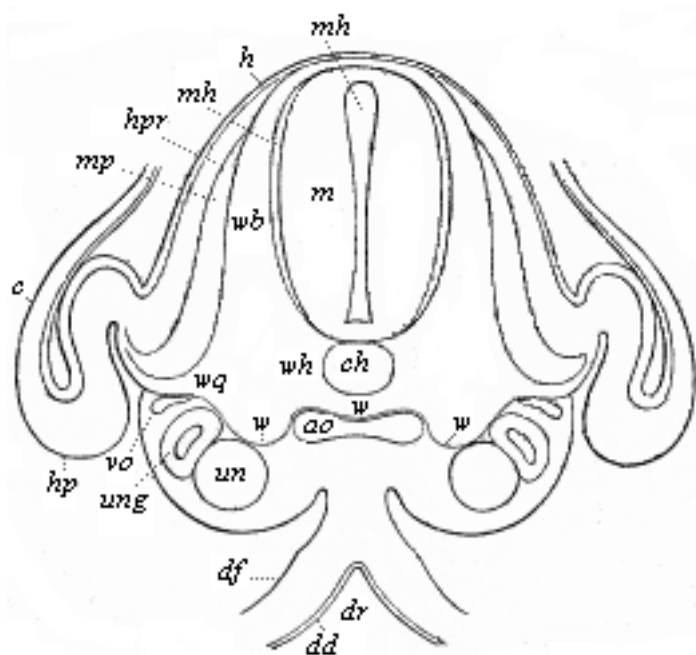


Fig. 145

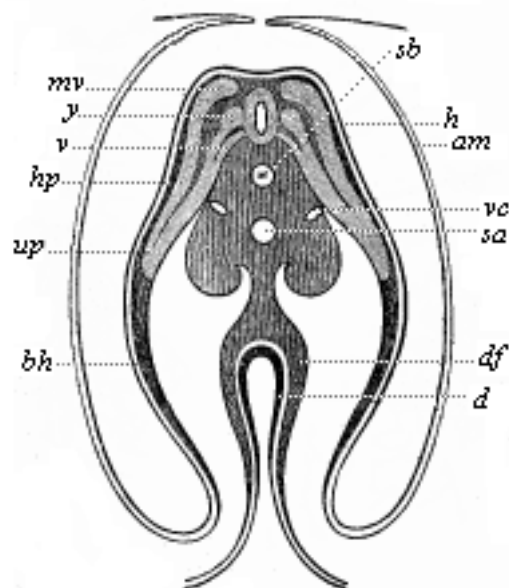


Fig. 146

Рис. 145-146 - Поперечные **срезы эмбрионов** (цыплят). Рис. 143 - второй, рис. 144 - третий, рис. 145 - четвертый, рис. 146 - пятый день инкубации. Рис. 143-145 из *Kölliker*, увеличенные; рис. 146 из *Remak*, увеличенные. Роговая пластинка, *mr* медуллярная трубка, *ung* проренальный проток, *un* проренальные пузырьки, *hp* кожно-волоконный слой, *m=mu=mp* мышечная пластинка, *uw* позвоночная пластинка (*wh* кожный зачаток тела позвонка, *wb* дуга позвонка, *wq* ребро или поперечное продолжение), *uwh* позвоночная полость, *ch* осевой стержень или хорда, *sh* хорда-влагалище, *bh* брюшная стенка, *g* задний и *v* передний корешки спинномозговых нервов, *a=af=am* амниотическая складка, *p* полость тела или келомы, *df* слой кишечной клетчатки, *ao* примитивные аорты, *sa* вторичные аорты, *vc* кардинальные вены, *d=dd* слой кишечной оболочки, *dr* желудочная борозда. На рис. 143 опущена большая часть правой половины, на рис. 144 - большая часть левой половины разреза. Из желточно-сальниковой сумки или оставшейся части эмбрионального пузыря вниз показан лишь небольшой участок стенки.

С формированием внутреннего пупка и закрытием пищеварительного канала связано образование двух полостей, которые мы называем капитальной и тазовой отделами висцеральной полости. Поскольку эмбриональный щит сначала лежит плашмя на стенке эмбрионального пузыря и лишь постепенно отделяется от него, его передний и задний концы вначале независимы; с другой стороны, средняя часть вентральной поверхности связана с желточно-кишечным трактом посредством вителлинового или пупочного протока (рис. 147 м). Это приводит к заметному изгибу спинной поверхности; головной конец изгибается вниз к груди, а хвостовой - к брюху. Мы видим это очень четко на прекрасной старой диаграмме, приведенной Баером (рис. 147), - срединном продольном разрезе эмбриона цыпленка, на котором спинное тело или эписома глубоко заштрихованы. Кажется, что эмбрион пытается свернуться, как еж, защищающийся от преследователей. Такой выраженный изгиб спины обусловлен более быстрым ростом выпуклой спинной поверхности и напрямую связан с отрывом эмбриона от желточно-крестцовой железы. Дальнейший изгиб эмбриона приводит к образованию "головной полости" кишечника (рис. 148, вверху D) и такой же полости в хвосте, известной как "тазовая полость".

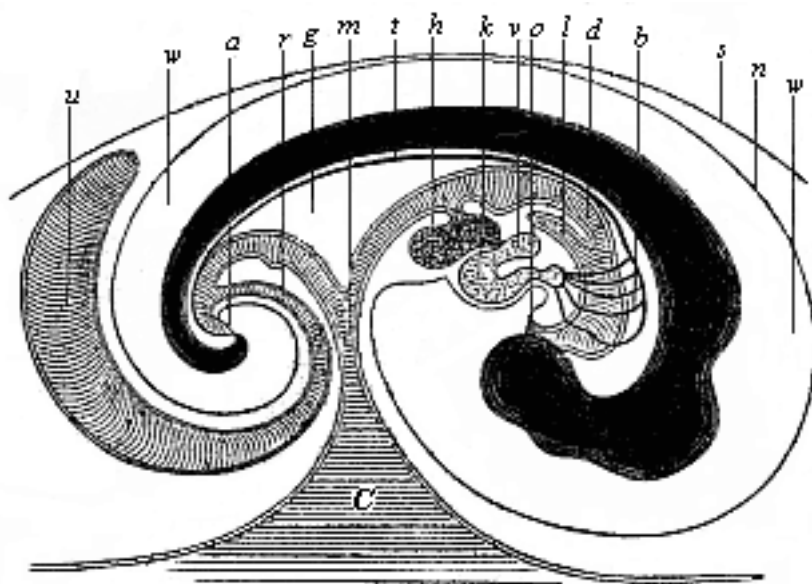


Рис. 147 - Средний **продольный разрез эмбриона цыпленка** (пятый день инкубации), вид с правой стороны (голова справа, хвост слева). Спинное тело темное, с выпуклыми очертаниями. *d* кишечник, *o* рот, *a* анус, *l* легкие, *h* печень, *g* брыжейка, *v* ушко сердца, *k* желудочек сердца, *b* дуга артерий, *t* аорта, *c* желточный мешок, *m* стекловидный (желточный) проток, *u* аллантоис, *r* ножка (стебель) аллантоиса, *n* амнион, *w* амниотическая полость, *s* серозная оболочка. (Из Баера.)

В результате этих процессов эмбрион приобретает форму, которую можно сравнить с деревянным башмаком или, что еще лучше, с перевернутым каноэ. Представьте себе каноэ или лодку с закругленными концами и небольшим покрытием впереди и сзади; если это каноэ перевернуть так, чтобы изогнутый киль оказался наверху, мы получим точное изображение эмбриона в форме каноэ (рис. 147). Вздернутый выпуклый киль соответствует средней линии спины; маленькая камера под передней палубой представляет собой капитальную полость, а маленькая камера под задней палубой - тазовую камеру кишечника (см. рис. 140).

Теперь зародыш как бы вжимается свободными концами в наружную поверхность эмбриональной везикулы, а средней частью отходит от нее. В результате этого изменения

желточный мешок становится отныне лишь мешковидным наружным придатком в середине вентральной стенки. Вентральный придаток, становясь все меньше и меньше, впоследствии стал называться пупочным пузырем. Полость желточно-крестцового или пупочного пузыря сообщается с соответствующей висцеральной полостью широким отверстием, которое постепенно сужается в узкий и длинный канал - вителлиновый (желточный) проток (*ductus vitellinus*, рис. 147 м). Таким образом, если мы представим себя в полости желточно-крестцового канала, то сможем попасть из него через желточный проток в среднюю и все еще широко открытую часть пищеварительного канала. Если бы мы двинулись оттуда в головную часть эмбриона, то достигли бы капитальной полости кишки, передний конец которой закрыт.

Читатель спросит: "А где же рот и анус?". Вначале их у эмбриона нет. Вся примитивная кишечная полость полностью закрыта и лишь посередине соединена вителлиновым протоком со столь же закрытой полостью эмбрионального пузырька (рис. 140). Два более поздних отверстия пищеварительного канала - анус и рот - являются вторичными конструкциями, образованными из наружной кожи. В роговой пластинке, в том месте, где впоследствии появится рот, образуется углубление, похожее на ямку, которое становится все глубже и глубже, продвигаясь к слепому переднему концу капитальной полости; это и есть ротовая ямка. Точно так же на том месте наружной кожи, где впоследствии находится анус, возникает ямкообразное углубление, которое становится все глубже и глубже и приближается к слепому заднему концу тазовой полости; это анус-яма. В конце концов эти ямки своими самыми глубокими и внутренними точками соприкасаются с двумя слепыми концами примитивного пищеварительного канала, так что теперь они отделены от них лишь тонкими мембранными перегородками. Эта мембрана в конце концов исчезает, и отныне пищеварительный канал открывается спереди ртом, а сзади - анусом (рис. 141, 147). Поэтому вначале, если проникнуть в эти ямки извне, мы обнаружим перегородку, отделяющую их от полости пищеварительного канала, которая постепенно исчезает. Образование рта и ануса у всех позвоночных вторично.

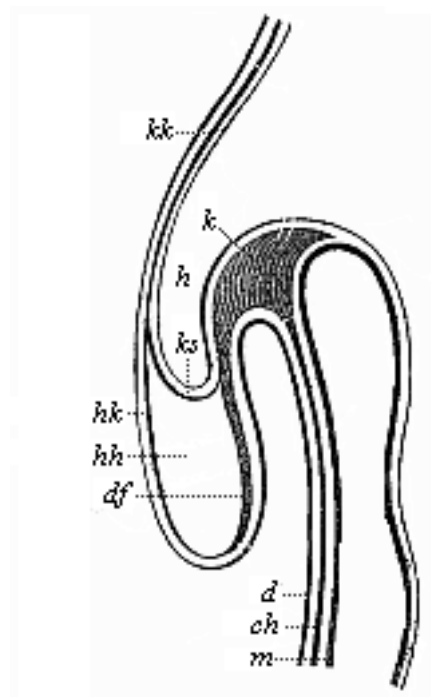


Рис. 148 - Продольный **разрез передней половины эмбриона цыпленка** в конце первого дня инкубации (вид с левой стороны). *k* - головные пластинки, *ch* - хорда. Над ним находится слепой передний конец брюшной трубки (*m*); под ним - капитальная полость кишечника. *d*

слой кишечной железы, *df* слой кишечной клетчатки, роговая пластинка, *hh* полость сердца, *hk* сердечная капсула, *ks* головная оболочка, *kk* головная капсула. (Из Ремака.)

Во время важных процессов, приводящих к формированию пупка, кишечной и брюшной стенок, в эмбриональном щите амниот происходит ряд других интересных изменений. Главным образом они касаются проренальных протоков и первых кровеносных сосудов. Прореналовые (примитивные почечные) протоки, которые сначала лежат совершенно плоско под роговой пластинкой или эпидермой (рис. 93), вскоре возвращаются друг к другу в результате особых движений роста (рис. 143-145). Они все больше и больше удаляются от места своего возникновения и приближаются к слою кишечной железы. В конце концов они залегают глубоко внутри, по обе стороны от брыжейки, под хордой (рис. 145 *унг*). В то же время две примитивные аорты меняют свое положение (ср. рис. 138-145 *ао*); они направляются внутрь под хорду и там сливаются в одну вторичную аорту, которая находится под рудиментарным позвоночным столбом (рис. 145 *ао*). Кардинальные вены, первые венозные кровеносные сосуды, также направляются друг к другу и в конце концов объединяются непосредственно над зачаточными почками (рис. 145 *vc*, 152 *сав*). В этом же месте, на внутренней стороне передних почек, вскоре появляются первые следы половых органов. Самой важной частью этого аппарата (помимо всех придатков) является яичник у самки и яичко у самца. Оба они развиваются из небольшой части клеточной оболочки полости тела, в месте соприкосновения кожно-волокнистого слоя и слоя кишечных волокон. Связь этой эмбриональной железы с протоками надпочечников, которые лежат рядом с ней и имеют к ней самое непосредственное отношение, является лишь вторичной.

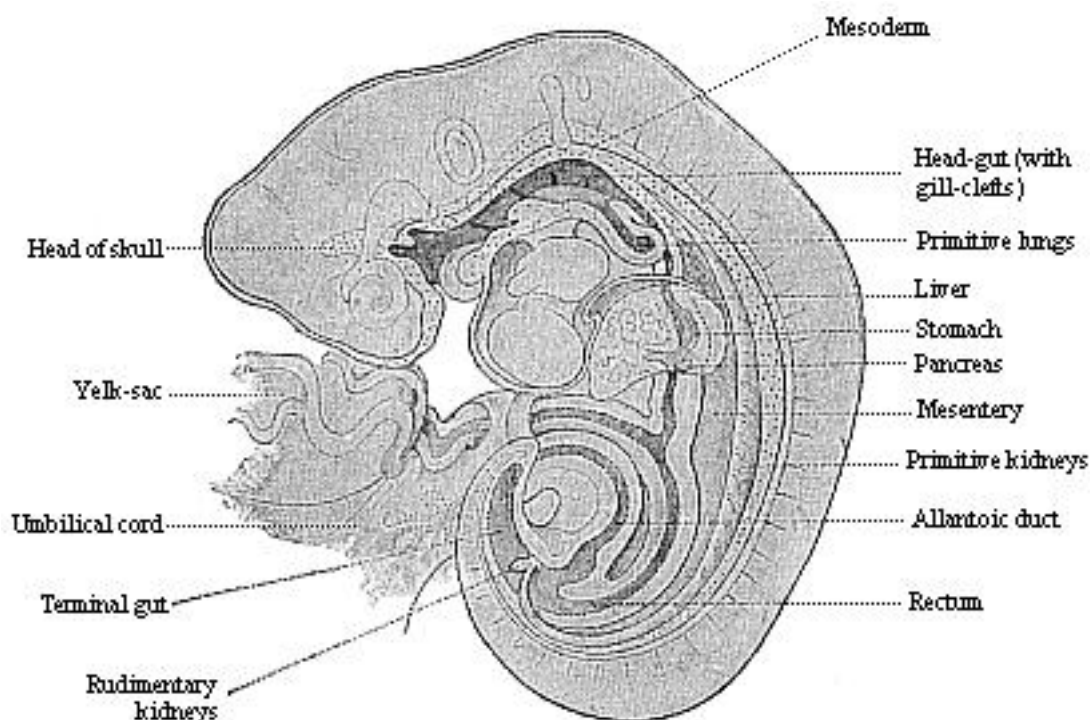


Рис. 149 - Продольный **разрез эмбриона человека** четвертой недели, длиной в одну пятую дюйма, увеличенный. (Из Колманна.)

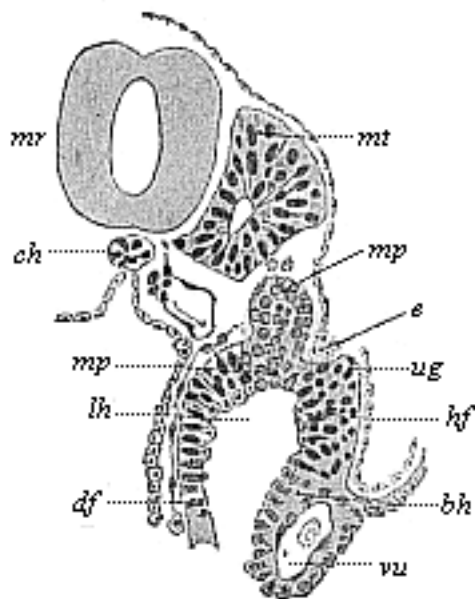


Fig. 150

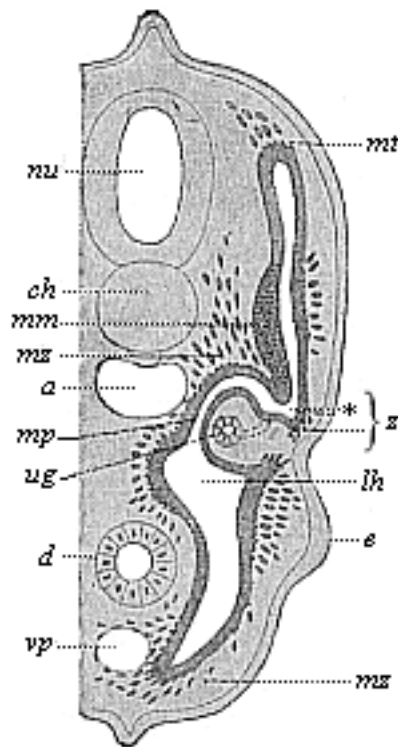


Fig. 151

Рис. 150 - Поперечный **срез** четырнадцатидневного **эмбриона человека**. *mr* - медуллярная трубка, *ch* - хорда. *vu* - пупочная вена, *mt* - миотома, *mp* - средняя пластинка, *ug* - проренальный проток, *lh* - полость тела, *e* - эктодерма, *bh* - вентральная кожа, *hf* - слой кожных волокон, *df* - слой кишечных волокон. (Из Колманна.)

Рис. 151 - Поперечный **разрез эмбриона акулы** (или молодого селяхиуса). *mr* medullary tube, *ch* chorda, *a* aorta, *d* gut, *vp* principal (или subintestinal) vein, *mt* myotome, *mm* muscular mass of the provertebra, *mp* middle plate, *ug* prorenal duct, *lh* body-cavity, ectoderm of the rudimentary extremities, *mz* mesenchymic cells, *z* point where the myotome and nephrotome separate. (Из H. E. Ziegler.)

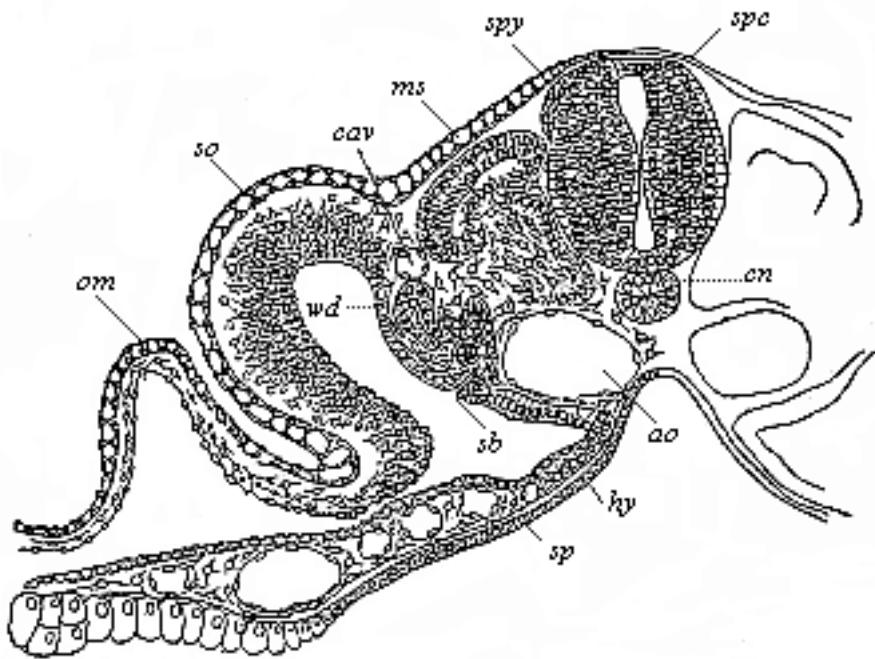


Рис. 152 - Поперечный **разрез зародыша утки с двадцатью четырьмя примитивными сегментами.** (Из Бальфура.) Из дорсального латерального соединения медуллярной трубки (*spc*) между ней и роговой пластинкой вырастают спинномозговые ганглии (*spg*). *chorda*, *ao* двойная аорта, *hy* слой кишечной железы, *sp* слой кишечной клетчатки, с кровеносными сосудами в разрезе, *ms* мышечная пластинка, в дорсальной стенке миоцеля (эписомит). Ниже кардинальной вены (*cav*) находится проренальный проток (*wd*) и сегментарный проренальный канал (*st*). Кожно-волокнистый слой стенки тела (*so*) продолжается в амниотическую складку (*am*). Между четырьмя вторичными зародышевыми слоями и образованными из них структурами формируется эмбриональное соединительное вещество со звездчатыми клетками и сосудистыми структурами ("мезенхима" Гертвига).

Глава XIV. СОЧЛЕНЕНИЕ ТЕЛА ^[26]

^[26] Термин "сочленение" используется в этой главе для обозначения как "сегментации", так и "сочленения" в обычном смысле слова.

Позвоночный ствол, к которому принадлежит наша раса как один из самых поздних и наиболее совершенных результатов естественного развития жизни, по праву занимает место во главе животного царства. Эта привилегия должна быть предоставлена ему не только потому, что человек в действительности намного выше всех остальных животных и вознесен на позицию "властелина творения", но и потому, что позвоночный организм значительно превосходит все остальные животные стебли по размерам, сложности строения и развитости своих функций. С точки зрения анатомии и физиологии позвоночный стебель превосходит всех остальных, или беспозвоночных, животных.

Среди двенадцати стеблей животного царства есть только один, который во многих отношениях можно сравнить с позвоночными, а по многим пунктам достигает равного, если не большего, значения. Это стебель членистоногих, состоящий из трех классов: 1 - аннелиды (дождевые черви, пиявки и сходные с ними формы); 2 - ракообразные (крабы и др.); 3 -

трахейные (пауки, насекомые и др.). Ствол членистоногих превосходит не только позвоночных, но и все остальные животные стволы по разнообразию форм, количеству видов, проработанности особей и общему значению в экономике природы.

Когда мы, таким образом, объявили позвоночных и членистоногих самыми важными и самыми развитыми из двенадцати стеблей животного царства, возникает вопрос, не объясняется ли это особое положение особенностью их организации, которая является общей для них. Ответ заключается в том, что это действительно так; речь идет об их сегментарном или поперечном сочленении, которое мы можем кратко назвать метамеризмом. У всех позвоночных и членистоногих развитая особь состоит из ряда последовательных членов (сегментов или метамеров = "частей"); у эмбриона они называются примитивными сегментами или сомитами. В каждом из этих сегментов имеется определенная группа органов, воспроизведенных в одинаковом порядке, так что мы можем рассматривать каждый сегмент как индивидуальное единство, или особую "личность", подчиненную всей личности.

Сходство их сегментации и, как следствие, физиологические достижения в двух стеблях - позвоночных и членистоногих - привели к предположению о прямом родстве между ними и попытке вывести первые непосредственно из вторых. Предполагалось, что аннелиды являются прямыми предками не только ракообразных и трахейных, но и позвоночных. Позже (глава XX) мы увидим, что эта теория аннелид о позвоночных совершенно неверна и игнорирует самые важные различия в организации двух стеблей. Внутреннее сочленение позвоночных так же глубоко отличается от внешнего метамеризма сочленений, как и их скелетная структура, нервная система, сосудистая система и так далее. В двух стеблях сочленение развивалось совершенно по-разному. Неартикулированная хордула (рис. 83-86), которую мы признали одной из главных палингенетических эмбриональных форм группы позвоночных и из которой мы сделали вывод о существовании соответствующей предковой формы для всех позвоночных и туникат, совершенно немыслима в качестве стволовой формы сочлененных животных.

Все сочлененные животные произошли от нечленистых. Этот филогенетический принцип так же твердо установлен, как и онтогенетический факт, что каждая сочлененная форма животного развивается из нечленистого зародыша. Но организация зародыша в двух стеблях совершенно различна. Зародыш хордулы у всех позвоночных характеризуется наличием дорсальной продолговатой трубки, нервно-мышечного канала, который переходит в пищеварительный канал у примитивного устья, и осевой хорды между ними. Ни у одного из членистоногих, ни у аннелид, ни у членистоногих (ракообразных и трахейных), нет никаких следов такого типа организации. Более того, развитие основных систем органов происходит противоположным образом в двух стеблях. Следовательно, сегментация должна была возникнуть независимо в каждом из них. Это совсем не удивительно: мы находим аналогичные случаи в сочленении стеблей высших растений и в некоторых группах стеблей других животных.

Характерное внутреннее сочленение позвоночных и его значение для организации стебля лучше всего видно при изучении скелета. Его главная и центральная часть, хрящевой или костный позвоночный столб, представляет собой очевидный пример метамеризма позвоночных; он состоит из ряда хрящевых или костных частей, которые давно известны как *позвонки* (или *спондилы*). Каждый позвонок непосредственно связан с определенным отделом мышечной системы, нервной системы, сосудистой системы и т.д. Таким образом, большинство "животных органов" участвуют в этом позвонке. Но мы видели, когда рассматривали характер позвоночных (в главе XI), что такое же внутреннее сочленение

встречается и у самых низших примитивных позвоночных - акраний, хотя здесь весь скелет состоит только из простой хорды и совсем не сочленен. Следовательно, сочленение исходит не из скелета, а из мышечной системы и, очевидно, определяется более развитыми плавательными движениями примитивных хордовых-анцесторов.

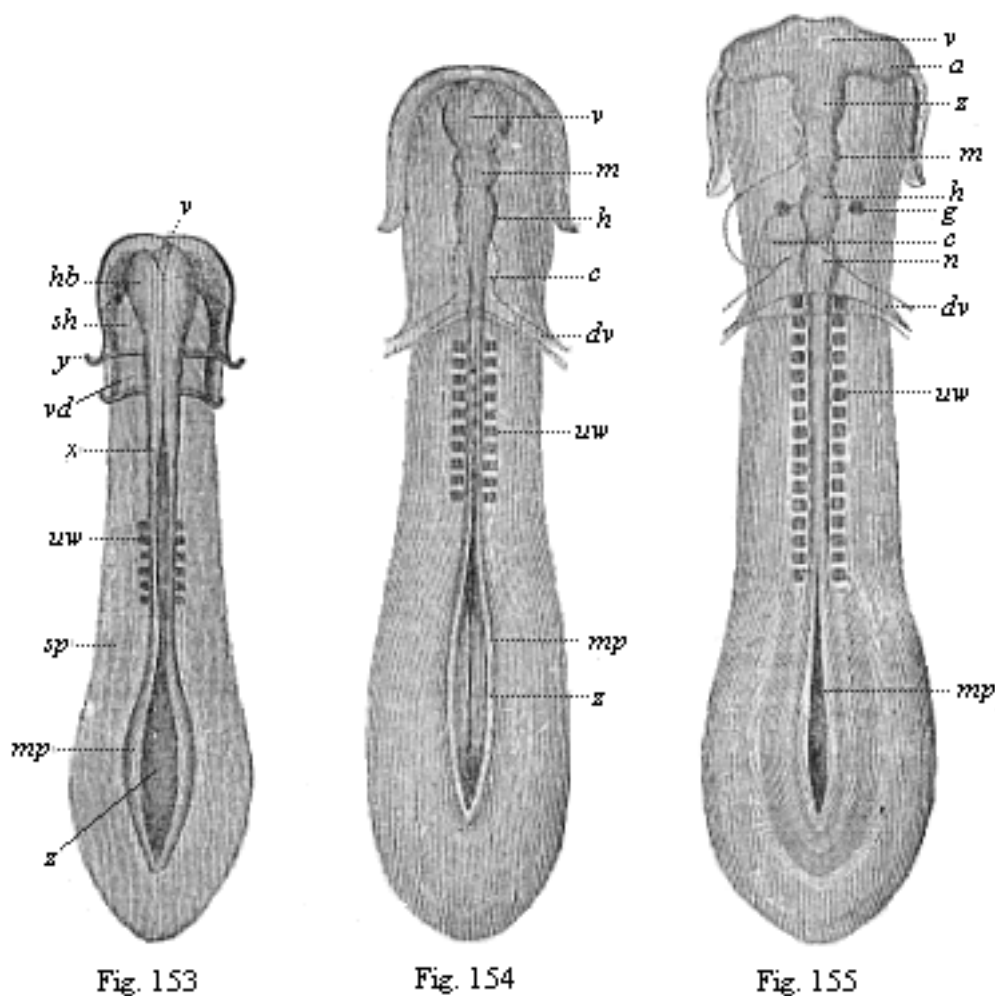


Рис. 153-155 - **Зародышевый диск птенца** в трех последовательных стадиях развития, рассматриваемый со спинной поверхности, увеличенный, несколько схематичный. Рис. 153 с шестью парами сомитов. Мозг - простая везикула (*hb*). Медуллярная борозда еще широко открыта от *x*; значительно расширена у *z*. *mp* медуллярные пластинки, *sp* латеральные пластинки, *y* границы пищеводной полости (*sh*) и передней кишки (*vd*). Рис. 154 с десятью парами сомитов. Мозг разделен на три везикулы: *v* передний мозг, *m* средний мозг, *h* задний мозг, *c* сердце, *dv* вителлиновые вены. Медуллярная борозда еще широко открыта позади (*z*). *mp* Медуллярные пластинки. Рис. 155 с шестнадцатью парами сомитов. Мозг разделен на пять везикул: *v* передний мозг, *z* средний мозг, *m* средний мозг, *h* задний мозг, *n* задний мозг, *a* зрительные везикулы, *g* слуховые везикулы, *c* сердце, *dv* вителлиновые вены, *mp* медуллярная пластинка, *uw* примитивный позвонок.

Поэтому неправильно называть первые рудиментарные сегменты зародыша позвоночных примитивными позвонками или повертебрами; тот факт, что их так называли в течение некоторого времени, привел к многочисленным ошибкам и недоразумениям. Поэтому мы дадим название "сомиты" или примитивные сегменты этим так называемым "примитивным позвонкам". Если последнее название вообще сохраняется, то оно должно использоваться

только для склеротома - т.е. небольшой части сомитов, из которой в действительности развивается поздний позвонок.

Артикуляция начинается у всех позвоночных на очень ранней эмбриональной стадии, что указывает на значительный филогенетический возраст этого процесса. Когда хордула (рис. 83-86) завершает свое характерное строение, часто даже немного раньше, у амниот мы находим в середине подошвенного эмбрионального щита несколько пар темных квадратных пятен, симметрично распределенных по обе стороны хорды (рис. На поперечных срезах (рис. 93 *uw*) видно, что они относятся к стволовой зоне (*episoma*) мезодермы и отделены от пристеночной зоны (*hurosoma*) боковыми складками; в сечении они еще четырехугольные, почти квадратные, так что напоминают кубики. Эти пары "кубиков" мезодермы - первые следы примитивных сегментов или сомитов, так называемых "протовертебров". (рис. 153-155 *uw*).

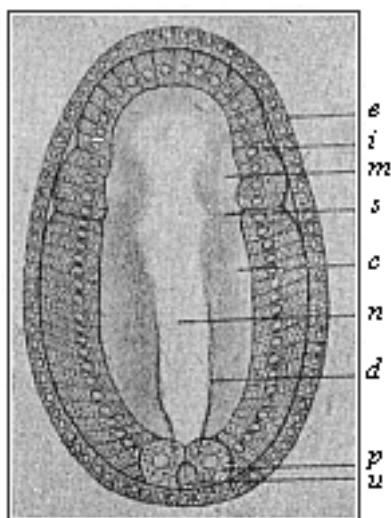


Рис. 156-Эмбрион **амфиокса в возрасте шестнадцати часов**, вид сзади. (Из Хатшека.) *d* примитивный кишечник, *u* примитивный рот, *p* полярные клетки мезодермы, *c* coelom-rouches, *m* их первый сегмент, *n* медуллярная трубка, *i* энтодерма, *e* эктодерма, *s* первый сегмент-складка.

Среди млекопитающих зародыши сумчатых имеют три пары сомитов (рис. 131) через шестьдесят часов и восемь пар через семьдесят два часа (рис. 135). У эмбриона кролика они развиваются медленнее: на восьмой день у него три сомита (рис. 132), а через день - восемь (рис. 134). В инкубируемом курином яйце первые сомиты появляются через тридцать часов после начала инкубации (рис. 153). К концу вторых суток их число возрастает до шестнадцати-восемнадцати (рис. 155). Таким образом, сочленение стволовой зоны, которой сомиты обязаны своим происхождением, происходит быстро спереди назад, постоянно и последовательно формируются новые поперечные сужения "протовертебральных пластин". Первый сегмент, который находится почти на полпути вниз в эмбриональном щите амниот, является самым передовым из всех; из этого первого сомита формируется первый шейный позвонок с его мышцами и скелетными частями. Отсюда следует, что, во-первых, размножение примитивных сегментов идет сзади наперед, с постоянным удлинением заднего конца тела; во-вторых, что в начале сегментации почти вся передняя половина подошвенного эмбрионального щита амниот принадлежит поздней голове, а все остальное тело формируется из задней его половины. Вспомним, что у амфиокса (и у нашего гипотетического примитивного позвоночного, рис. 98-102) почти вся передняя половина тела соответствует голове, а задняя - туловищу.

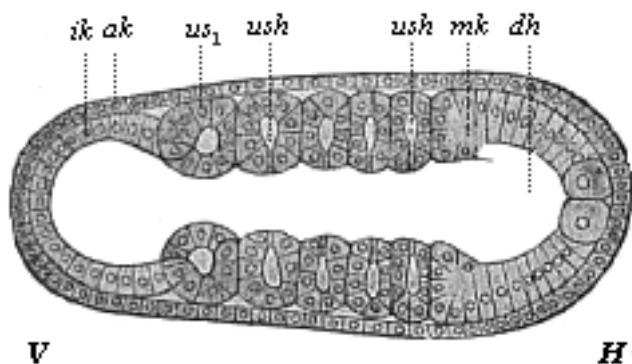


Рис. 157-Эмбрион **амфиокса двадцатичасового возраста с пятью сомитами**. (Вид справа; вид слева см. рис. 124.) (Из Хатшека.) *V* передний конец, *H* задний конец. *ak*, *mk*, *ik* наружный, средний и внутренний зародышевые слои; *dh* пищеварительный канал, *n* нервная трубка, *cn* canalis neurentericus, *ush* coelom-pouches (или примитивно-сегментные полости), *us1* первый (и самый первый) примитивный сегмент.

Число метамер и эмбриональных сомитов или примитивных сегментов, из которых они развиваются, у позвоночных значительно варьирует в зависимости от того, коротка или удлинена хвостом задняя часть тела. У развитого человека туловище (включая рудиментарный хвост) состоит из тридцати трех метамеров, твердый центр которых образован таким количеством позвонков в позвоночном столбе (семь шейных, двенадцать спинных, пять поясничных, пять крестцовых и четыре хвостовых). К ним следует добавить не менее девяти головных позвонков, из которых первоначально (у всех краниотов) состоит череп. Таким образом, общее число примитивных сегментов человеческого тела увеличивается по меньшей мере до сорока двух; оно достигает сорока пяти - сорока восьми, если (согласно последним исследованиям) число первоначальных сегментов черепа составляет от двенадцати до пятнадцати. У бесхвостых или антропоидных обезьян число метамер почти такое же, как у человека, различаясь лишь на одну или две; но оно гораздо больше у длиннохвостых обезьян и большинства других млекопитающих. У длиннохвостых змей и рыб оно достигает нескольких сотен (иногда 400).

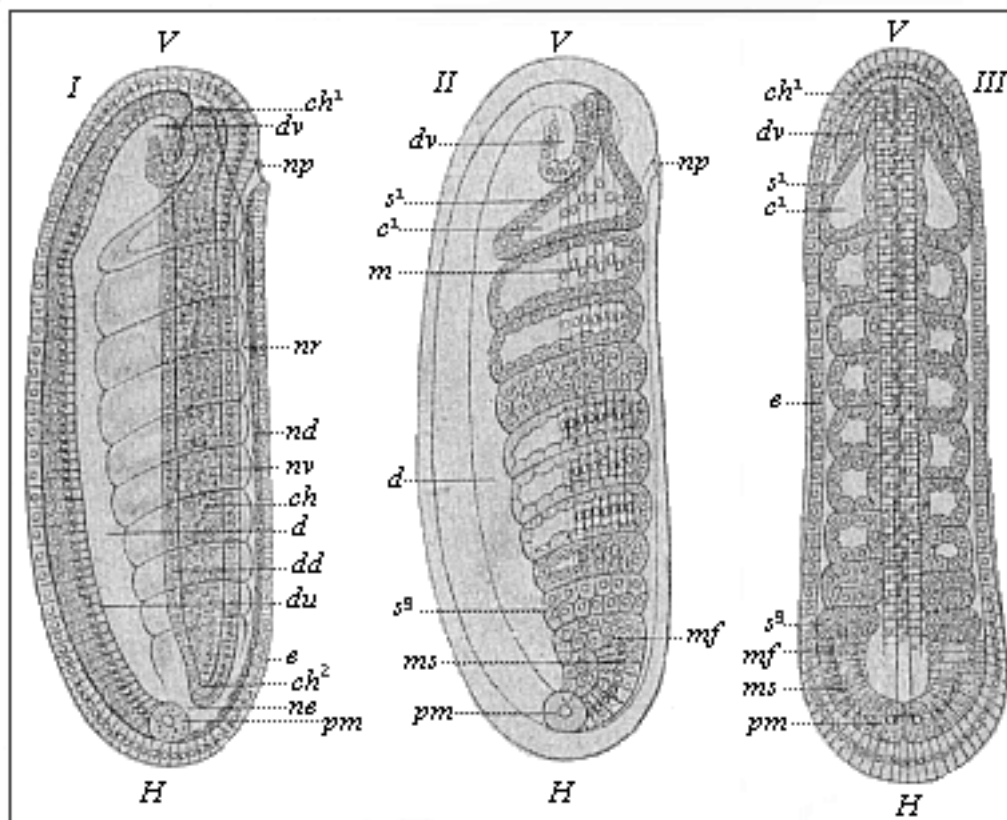


Fig. 158

Fig. 159

Fig. 160

Рис. 158-160-Эмбрион **амфиокса в возрасте двадцати четырех часов с восемью сомитами**. (Из Хатшека.) Рис. 158 и 159 вид сбоку (слева). На рис. 160 вид сзади. На рис. 158 показаны только очертания восьми примитивных сегментов, на рис. 159 - их полости и мышечные стенки. *V* передний конец, *H* задний конец, *d* кишка, *du* нижняя и *dd* верхняя стенки кишки, *ne* canalis neurentericus, *nv* вентральная, *nd* дорсальная стенка нервной трубки, *np* neuroporus, *dv* передний мешок кишки, *ch* chorda, *mf* мезодермальная складка, *pt* полярные клетки мезодермы (*ms*), ectoderm.

Чтобы правильно понять истинную природу и происхождение сочленений в человеческом организме и организме высших позвоночных, необходимо сравнить их с таковыми у низших позвоночных и всегда помнить о генетической связи всех членов ствола. В этом случае простое развитие бесценного амфиокса еще раз дает ключ к сложным и кеногенетически измененным эмбриональным процессам краниоты. Сочленение у амфиокса начинается на ранней стадии - раньше, чем у краниотов. Две глоточные раковины еще не успели вырасти из примитивного кишечника (рис. 156 с), когда слепая передняя часть его (наиболее удаленная от примитивного рта, *u*) начинает отделяться поперечной складкой (*s*): это первый примитивный сегмент. Сразу же после этого задняя часть рта начинает делиться на ряд частей новыми поперечными складками (рис. 157). Передний из этих примитивных сегментов (*us1*) - первый и самый старый; на рис. 124 и 157 их уже пять. Они отделяются так быстро, один за другим, что в течение двадцати четырех часов после начала развития образуется восемь пар, а через двадцать четыре часа - семнадцать пар. Их число увеличивается по мере роста эмбриона и его расширения назад, а из двух примитивных мезодермальных клеток (рис. 159-160) постоянно образуются новые (в примитивном устье).

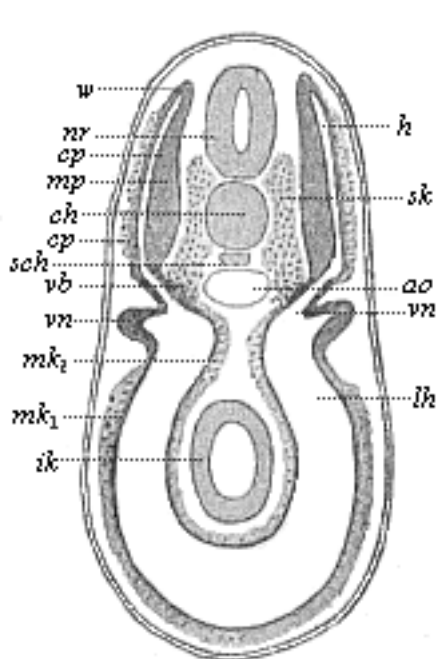


Fig. 161

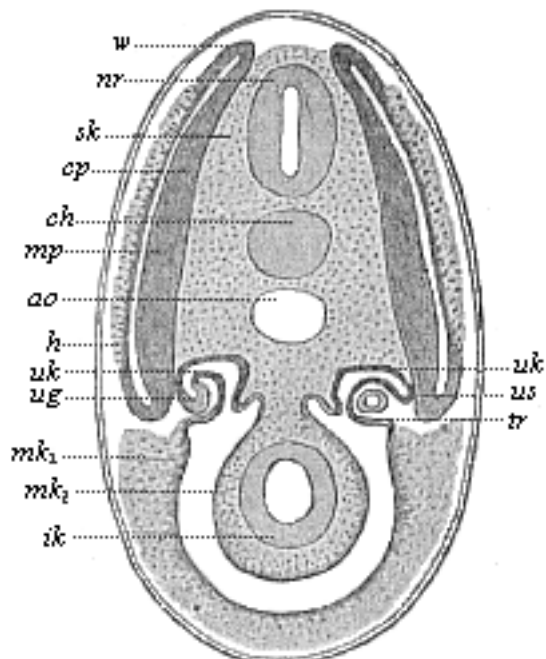


Fig. 162

Рис. 161 и 162 - Поперечный **разрез эмбрионов акулы** (через область почек). (На рис. 162 дорсальные сегменты-полости (*h*) уже отделены от тела-полости (*lh*), но соединяются немного раньше (рис. 161), *nr* нервная трубка, *chorda*, *sch* субхордальная струна, *ao* аорта, *skeletal-plate*, *mp* muscle-plate, *cp* cutis-plate, *w* соединение последних (зона роста), *vn* примитивные почки, *ug* проренальный проток, *uk* проренальные каналы, *us* точка их обрыва, *tr* проренальная воронка, *mk* средний зародышевый слой (*mk₁* париетальный, *mk₂* висцеральный), *ik* внутренний зародышевый слой (слой кишечной железы).

Это типичное сочленение двух зародышевых оболочек начинается очень рано в ланцетнике, еще до того, как они отделяются от примитивной кишки, так что сначала каждый сегмент-полость (*us*) еще сообщается узким отверстием с кишкой, как кишечная железа. Но вскоре это отверстие закрывается, полностью отделяясь, причем регулярно в обратном направлении. Затем закрытые сегменты удлиняются еще больше, так что их верхняя половина растет вверх, как складка между эктодермой (*ak*) и нервной трубкой (*n*), а нижняя - между эктодермой и пищеварительным каналом (*ch*; рис. 82 *d*, левая половина рисунка). Затем эти две половины полностью разделяются, между ними проходит латеральная продольная складка (*mk*, правая половина рис. 82). Дорсальные сегменты (*sd*) обеспечивают мышцы туловища по всей длине тела (159): эта полость затем исчезает. С другой стороны, вентральные части дают начало, начиная с их верхнего отдела, пронефридиям или примитивно-почечным каналам, а с нижнего - сегментарным зачаткам половых желез или гонад. Перегородки спинных мускульных частей (*миотомы*) сохраняются и определяют постоянное сочленение позвоночного организма. Но перегородки крупных вентральных частей (*гонотомов*) становятся тоньше, а затем частично исчезают, так что их полости сливаются вместе, образуя метациель, или простую постоянную полость тела.

У других позвоночных, краниоты, сочленение происходит практически так же, начиная с лобных пазух. Но если в первом случае сначала происходит поперечное деление лобных пазух (вертикальными складками), а затем дорсо-вентральное деление, то у краниотов процедура обратная: у них каждая из длинных лобных пазух сначала делится на дорсальную (примитивные сегментные пластинки) и вентральную (латеральные пластинки) части

латеральной продольной складкой. Последующими вертикальными складками только первые распадаются на примитивные сегменты, а вторые (сегментированные некоторое время у амфиокса) остаются неразделенными и, расходясь теменными и висцеральными пластинами, образуют единую с первыми полость тела. В этом случае, опять же, очевидно, что мы должны рассматривать черты младшей краниоты как кеногенетически измененные процессы, которые можно проследить палингенетически до старшей акрании.

Интересной промежуточной стадией между акраниями и рыбами в этих и многих других отношениях является циклостома (кабарга и минога, см. главу XXI).

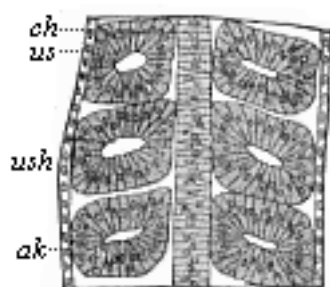


Рис. 163 - Фронтальный (или горизонтально-продольный) разрез тритонного эмбриона с тремя парами примитивных сегментов. хорда, примитивные сегменты, их полость, роговая пластинка.

Среди рыб селяхии, или примитивные рыбы, дают наиболее важную информацию по этим и многим другим филогенетическим вопросам (рис. 161 и 162). Тщательные исследования Рюккерта, Ван Вейхе, Г. Э. Циглера и других дали нам ценнейшие результаты. Продукты среднего зародышевого слоя частично проявляются в этих случаях в тот период, когда дорсальные полости примитивных сегментов (или миоцели, *h*) еще связаны с вентральной полостью тела (*lh*; рис. 161). На рис. 162, у несколько более древнего эмбриона, эти полости разделены. Наружная или латеральная стенка спинного сегмента дает кутис-пластинку (*cp*), основу соединительного кориума. Из ее внутренней, или срединной, стенки развиваются мышечная пластинка (*mp*, зачаток мышц туловища) и скелетная пластинка, образующая позвоночный столб (*sk*).

У амфибий, особенно у водной саламандры (*Triton*), мы можем очень четко наблюдать сочленение лобных пазух и подъем примитивных сегментов из их спинной половины (ср. рис. 91, А, Б, В). На горизонтальном продольном разрезе эмбриона саламандры (рис. 163) очень четко видны пары этих везикулярных дорсальных сегментов, отсеченных с каждой стороны от вентральных боковых пластинок и расположенных справа и слева от хорды.

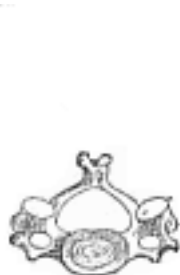


Fig. 164



Fig. 165



Fig. 166

Рис. 164 - **Третий шейный позвонок** (человек).

Рис. 165 - **Шестой спинной позвонок** (человек).

Рис. 166 - **Второй поясничный позвонок** (человек).

Метамеризм амниот во всех существенных пунктах совпадает с метамеризмом трех рассмотренных нами низших классов позвоночных, но значительно отличается в деталях, вследствие кеногенетических нарушений, которые обусловлены в первую очередь (как и дегенерация кардиомиоцитов) большим развитием пищевого желтка. Поскольку давление этого давления, по-видимому, с самого начала заставляет два средних слоя соединиться, и поскольку твердая структура мезодермы, по-видимому, не соответствует первоначальному пустотелому характеру мешочков, два участка мезодермы, которые в это время разделены боковой складкой - дорсальные сегментные пластинки и вентральные боковые пластинки - имеют сначала вид твердых слоев клеток (рис. 94-97). А когда в подошвенном эмбриональном щите начинается сочленение сомитов и последовательно развивается пара протовертебров, постоянно увеличиваясь в числе кзади, эти кубические сомиты (ранее называвшиеся протовертебрами, или примитивными позвонками) имеют вид сплошных кубиков, состоящих из клеток мезодермы (рис. 93). Тем не менее, даже в этих твердых "протовертебрах" некоторое время существует вентральная полость, или провертебральная полость (рис. 143 *uwh*). Это везикулярное состояние провертебра представляет наибольший филогенетический интерес; мы должны, согласно теории тельца, рассматривать его как наследственное воспроизведение полых спинных сомитов амфиокса (рис. 156-160) и низших позвоночных (рис. 161-163). Эта рудиментарная "провертебральная полость" не имеет физиологического значения в амниоте зародыша; она вскоре исчезает, заполняясь клетками мышечной пластинки.

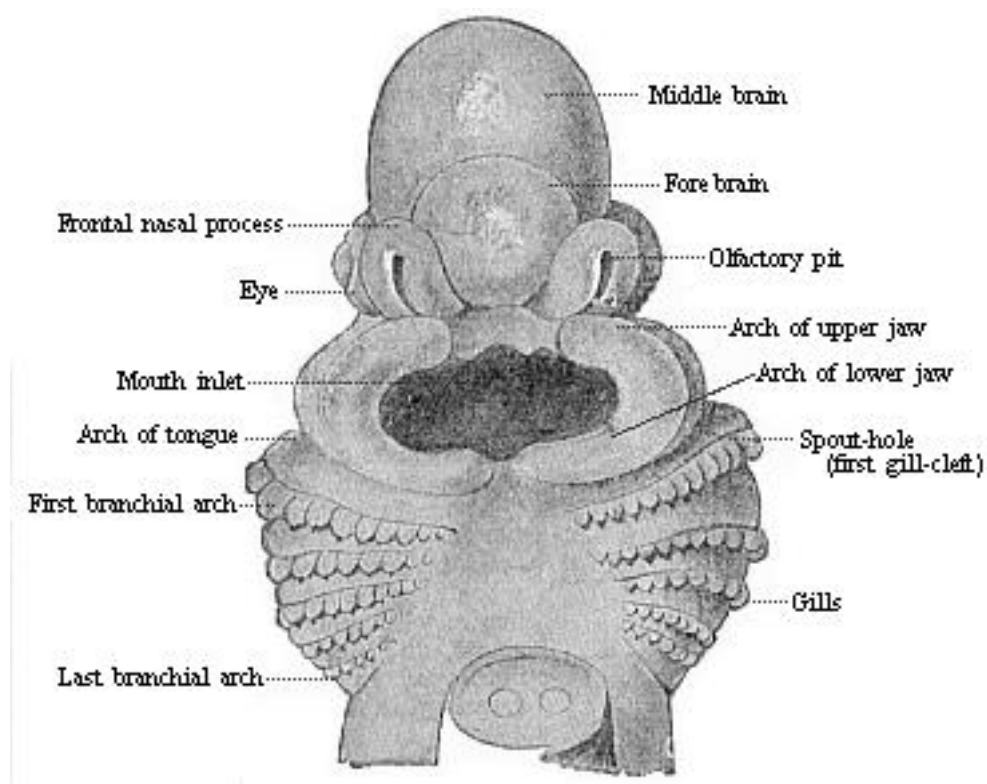


Рис. 167 - Голова **эмбриона акулы** (*Pristiurus*) длиной в одну треть дюйма, увеличенная. (Из Паркера.) Вид с вентральной стороны.

Внутренняя срединная часть примитивных сегментных пластинок, которая лежит непосредственно на хорде (рис. 145 *ch*) и медуллярной трубке (*m*), образует позвоночный

столб у всех высших позвоночных (у низших она отсутствует); поэтому ее можно назвать *скелетной* пластинкой. У позвоночных она называется "склеротомом" (в отличие от выходящей наружу мышечной пластинки - "миотома"). С филогенетической точки зрения миотомы гораздо древнее склеротомов. Нижняя или вентральная часть каждого склеротома (внутренний и нижний край кубовидного позвонка) делится на две пластины, которые растут вокруг хорды и таким образом образуют основу тела позвонка (*wh*). Верхняя пластина вдавливается между хордой и продолговатым мозгом, а нижняя - между хордой и пищеварительным каналом (рис. 137 С). Когда пластины двух противоположных позвонков соединяются справа и слева, вокруг этой части хорды образуется кольцевая оболочка. Из нее развивается *тело* позвонка, то есть массивная нижняя или вентральная половина костного кольца, которая называется собственно "позвонком" и окружает позвоночную трубку (рис. 164-166). Верхняя или дорсальная половина этого костного кольца, дуга позвонка (рис. 145 *wb*), точно так же возникает из верхней части скелетной пластинки, а значит, из внутреннего и верхнего края кубической формы примитивного позвонка. Когда верхние края двух противоположных сомитов срастаются над продолговатой трубкой справа и слева, дуга позвонка становится замкнутой.

Весь вторичный позвонок, который образуется из соединения скелетных пластинок двух пропозвонков и включает в своем теле часть хорды, состоит сначала из довольно мягкой массы клеток; затем она переходит в более твердую, хрящевую стадию и, наконец, в третью, постоянную, костную стадию. Эти три стадии можно выделить в большей части скелета высших позвоночных; сначала большинство частей скелета мягкие, нежные и мембранные, затем в процессе развития они становятся хрящевыми и, наконец, костными.

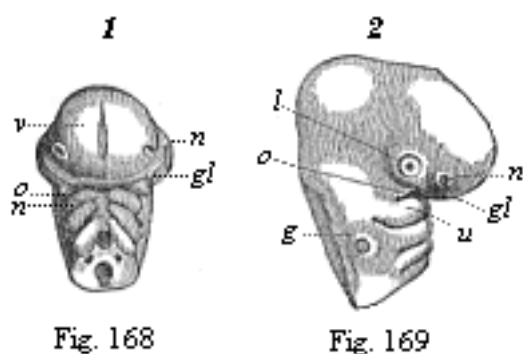


Рис. 168 и 169 - Голова **эмбриона цыпленка**, третий день. Рис. 168 спереди, рис. 169 справа. *n* зачатки носа (обонятельная ямка), *l* зачатки глаза (зрительная ямка, полость хрусталика), *g* зачатки уха (слуховая ямка), *v* передний мозг, *gl* глазное дно. Из трех пар жаберных дуг первая переходит в отросток верхней челюсти (*o*) и нижней челюсти (*u*). (Из Кёлликера.)

В головной части зародыша у амниот обычно не происходит расщепления среднего зародышевого слоя на поперечные и боковые пластинки, но дорсальные и вентральные сомиты сливаются с первыми и образуют так называемые "головные пластинки" (рис. 148 к). Из них формируется череп, костный корпус мозга, а также мышцы и кора тела. Череп развивается так же, как и мембрана позвоночного столба. Правая и левая половины головы огибают мозговой пузырь, включают в себе переднюю часть хорды, расположенной ниже, и таким образом образуют простую, мягкую, мембранную капсулу мозга. Затем она преобразуется в хрящевой примитивный череп, такой, какой мы постоянно находим у многих рыб. Гораздо позже этот хрящевой череп превращается в постоянный костный череп с его различными частями. Костный череп человека и всех других амниот более высоко дифференцирован и модифицирован, чем у низших позвоночных, амфибий и рыб. Но поскольку одни возникли филогенетически из других, мы должны предположить, что у

первых не менее, чем у вторых, череп был первоначально сформирован из склеротомов ряда (по крайней мере девяти) головных сомитов.

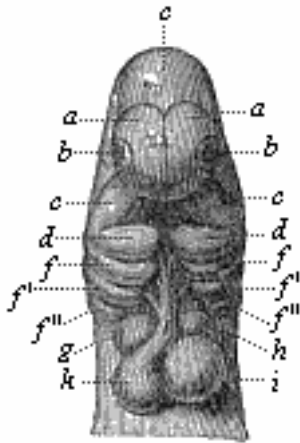


Рис. 170 - Голова **эмбриона собаки**, вид спереди. *a* две боковые половины переднего мозгового пузыря, *b* рудиментарный глаз, *c* средний мозговой пузырь, *d* и *e* первая пара жаберных дуг (*e* верхнечелюстной отросток, *d* нижнечелюстной отросток), *f*, *f'*, *f''*, вторая, третья и четвертая пары жаберных дуг, *g* *h* *i* *k* сердце (*g* правое, *h* левое ушко; *i* левое, *k* правый желудочек), *l* начало аорты с тремя парами дуг, переходящих в жаберные арки. (Из Бишоффа.)

Если в *эписоме*, или дорсальном теле, сочленение тела позвоночных всегда очевидно и четко выражено в сегментации мышечных пластин и позвонков, то в *гипосоме*, или вентральном теле, оно более скрыто. Тем не менее, гипсосомы растительной половины тела не менее важны, чем эписомы животной половины. Сегментация в брюшной полости затрагивает следующие основные системы органов: 1 - гонады или половые железы (гонотомы); 2 - нефридии или почки (нефротомы); 3 - головной кишечник с жаберными щелями (бранхиотомы).

Метамеризм гипсосомы менее заметен, поскольку у всех краниот полости вентральных сегментов, в стенках которых развиваются половые продукты, давно слились и образовали одну большую полость тела, благодаря исчезновению перегородки. Этот ценогенетический процесс настолько древний, что полость, по-видимому, с самого начала была несегментированной у всех краниотов, и зачаток гонад также почти всегда несегментирован. Тем интереснее узнать, что, согласно важному открытию Рюккерта, эта половая структура сначала сегментарна даже у настоящих селяхий, а несколько гонотом сливаются в простую половую железу с обеих сторон лишь во вторую очередь.

Амфиокс, единственный выживший представитель акрании, снова дает нам интереснейшую информацию; в этом случае половые железы остаются сегментированными на протяжении всей жизни. У половозрелого ланцетника справа и слева от кишечника имеется ряд метамерных мешков, которые заполнены яйцеклетками у самки и сперматозоидами у самца. Эти сегментарные гонады изначально являются ничем иным, как настоящими гонотомами, отдельными полостями тела, образованными из гипсосомитов туловища.

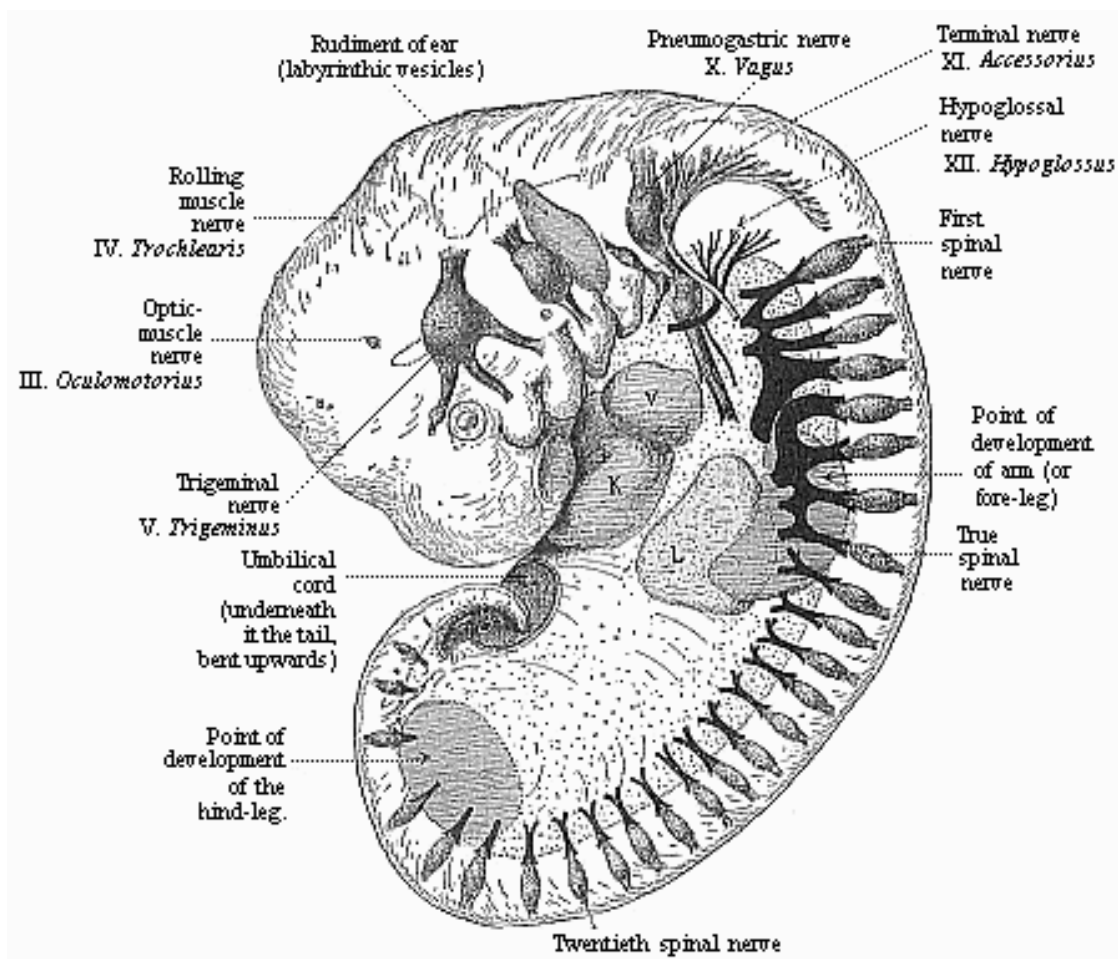


Рис. 171 - Человеческий **эмбрион четвертой недели** (двадцать шесть дней), одна четвертая дюйма в длину, увеличенный. (Из *Moll.*) Особенно хорошо видны зачатки черепно-мозговых нервов и корешков спинномозговых нервов. Под четырьмя жаберными дугами (слева) находится сердце (с ушком, V, и желудочком, K), под ним - печень (L).

Гонады являются наиболее важными сегментарными органами гипосомы, в том смысле, что они филогенетически самые старые. Половые железы (как мешковидные придатки желудочно-канальной системы) мы находим у большинства низших животных, даже у *medusæ* и т.д., у которых нет почек. Последние впервые появляются (в виде пары выделительных трубок) у платодов (турбеллярий) и, вероятно, были унаследованы от них сочлененными (аннелидами), с одной стороны, и нечленистыми прохордониями - с другой, а от них перешли к сочлененным позвоночным. Самой древней формой почечной системы в этом стволе являются сегментарные пронефридии или проренальные каналы, расположенные так же, как Бовери обнаружил их у амфиокса. Это небольшие каналы, лежащие во фронтальной плоскости, по обе стороны от хорды, между эписомой и гипосомой (рис. 102 H); их внутреннее воронкообразное отверстие ведет в различные полости тела, а наружное отверстие является латеральной бороздой эпидермиса. Первоначально они должны были выполнять двойную функцию: отводить мочу из эписомитов и высвобождать половые клетки из гипосомитов.

Недавние исследования Рюккерта и Ван Вихе, посвященные мезодермическим сегментам туловища и выделительной системе селяхий, показывают, что эти "примитивные рыбы" тесно связаны с амфиоксами и в этом отношении. Поперечный разрез эмбриона акулы на рис. 161 показывает это очень четко.

У других высших позвоночных почки также развиваются (хотя и очень по-разному) из аналогичных структур, которые вторично произошли от сегментарных пронефридий акрании. Участки мезодермы, в которых обнаруживаются их первые следы, обычно называют срединными или брыжеечными пластинами. Поскольку первые следы гонад появляются в выстилке этих срединных пластинок ближе к внутренней стороне (или середине) от внутренних воронок нефроканалов, эту часть мезодермы лучше относить к гипосоме.

Главный и самый древний орган гипосомы позвоночных - пищеварительный канал - обычно описывается как несегментированный орган. Но с таким же успехом можно сказать, что это самый древний из всех сегментированных органов позвоночных; двойной ряд пищеводных отверстий вырастает из дорсальной стенки кишечника по обе стороны от хорды. В тот короткий период, когда эти сегментарные тельца еще открыто связаны с кишечником, они выглядят как двойная цепочка сегментарных висцеральных желез. Но кроме этого, у всех позвоночных мы изначально имеем важное сочленение передней кишки, отсутствующее в нижней кишке, - сегментацию ветвистой (жаберной) кишки.

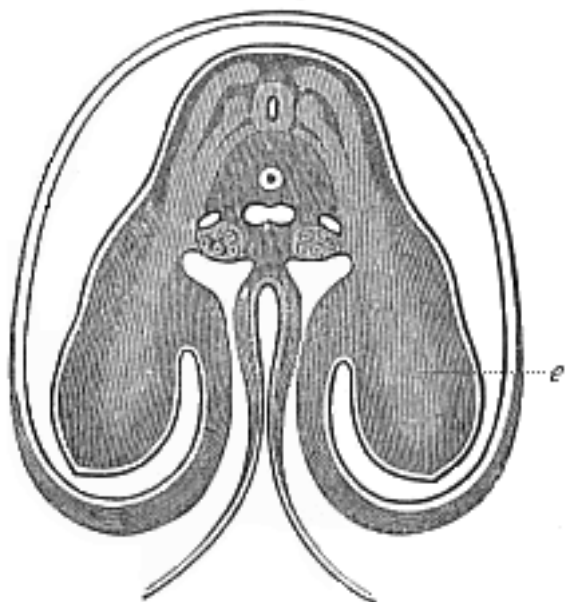


Рис. 172 - Поперечный **разрез плеча** и передней конечности (крыла) эмбриона цыпленка четвертого дня, увеличенный примерно в двадцать раз. Рядом с медуллярной трубкой на темной спинной стенке видны с каждой стороны три четкие полосы, переходящие в зачаточную переднюю конечность или крыло (е). Самая верхняя из них - мышечная пластинка, средняя - задний, а самая нижняя - передний корешок спинномозгового нерва. Под хордой в середине находится единственная аорта, по бокам от нее - кардинальные вены, а ниже - примитивные почки. Кишечник почти закрыт. Вентральная стенка переходит в амнион, который окружает эмбрион. (Из *Ремака*.)

Жаберные щели, которые первоначально у старых акраний пронизывали стенку передней кишки, и разделяющие их жаберные арки, предположительно, также были сегментарными и распределялись между различными метамерами цепи, подобно гонадам в задней кишке и нефридиям. У амфиокса они тоже еще сегментарно сформированы. Вероятно, у более древних (и давно вымерших) акраний произошло разделение труда гипосомитов: переднекишечные взяли на себя функцию дыхания, а заднекишечные - размножения. Первые превратились в жаберные мешки, вторые - в половые мешки. Возможно, и у тех, и у других были примитивные почки. Хотя жаберы утратили свою функцию у высших животных,

некоторые их части, как правило, сохраняются у эмбриона благодаря цепкой наследственности. На очень ранней стадии в зародыше человека и других амниот мы замечаем по обе стороны головы замечательные и важные структуры, которые мы называем жаберными дугами и жаберными лепестками (рис. 167-170 f). Они относятся к характерным и неотъемлемым органам амниот-эмбрионов и находятся всегда в одном и том же месте и имеют одинаковое расположение и строение. Справа и слева в латеральной стенке полости передней кишки, в ее передней части, образуются сначала пара, а затем несколько пар мешковидных отверстий, которые пронизывают всю толщу латеральной стенки головы. Таким образом, они превращаются в расщелины, через которые можно свободно проникнуть извне в пищевод. Между этими бранхиальными складками стенка утолщается и превращается в дугообразную или серповидную часть - жабру, или пищеводную арку. При этом мышечная и скелетная части ветвистой кишки отделяются друг от друга, а с их внутренней стороны поднимается дуга кровеносных сосудов (рис. 98 ка). Число бранхиальных дуг и чередующихся с ними расщелин у высших позвоночных четыре или пять с каждой стороны (рис. 170 d, f, f', f''). У некоторых рыб (селяхии) и у циклостомы их постоянно шесть или семь.

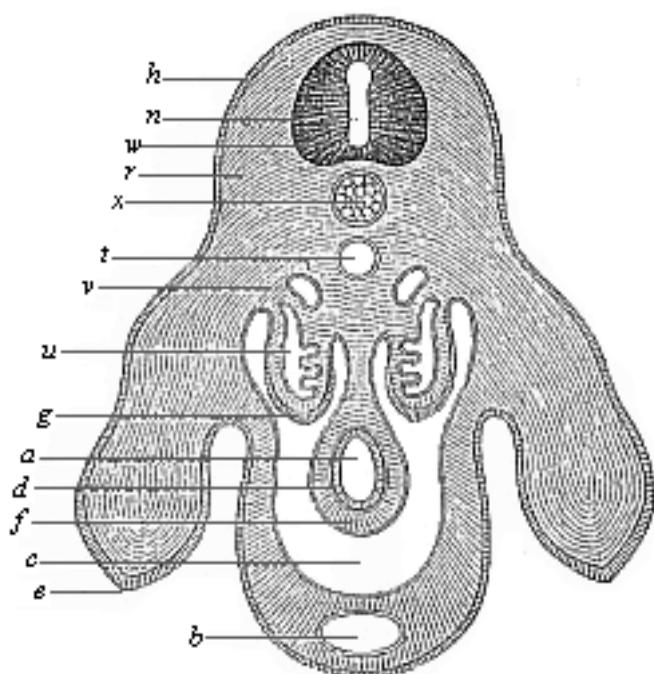


Рис. 173 - Поперечный **разрез тазовой области** и задних ног эмбриона цыпленка четвертого дня, увеличенный. *h* роговая пластинка, *w* продолговатая трубка, *n* канал трубки, *u* примитивные почки, *x* хорда, *e* задние ноги, *b* аллантоический канал в брюшной стенке, *t* аорта, *v* кардинальные вены, *a* кишечник, *d* слой кишечной железы, *f* слой кишечной клетчатки, *g* эмбриональный эпителий, *r* спинные мышцы, *c* полость тела или coeloma. (Из Вальдейера.)

Эти удивительные структуры первоначально выполняли функцию органов дыхания - жабр. У рыб вода, которая служит для дыхания и поступает в рот, все равно всегда выходит через бранхиальные расщелины по бокам пищевода. У высших позвоночных они впоследствии исчезают. Бранхиальные дуги превращаются частично в челюсти, частично в кости языка и уха. Из первой жаберной щели образуется барабанная полость уха.

В организме позвоночных мало частей, которые, подобно наружному покрову или целому, не подвержены метамеризму. Наружный покров (*эпидермис*) не имеет сегментов и происходит

из сплошной роговой пластинки. Более того, лежащая под ней *кутиса* также не метамерна, хотя и развивается из сегментарного строения кутисовых пластинок (рис. 161, 162 *ср*). Позвоночные разительно и глубоко отличаются от членистоногих и в этом отношении.

Кроме того, у большинства позвоночных имеется ряд нечленистых органов, возникших локально, путем приспособления отдельных частей тела к определенным специальным функциям. К таким органам относятся органы чувств в эписоме, конечности, сердце, селезенка и крупные висцеральные железы - легкие, печень, поджелудочная железа и т. д. - в гипосоме. Сердце изначально является лишь локальным веретенообразным расширением большого вентрального кровеносного сосуда или главной вены в месте перехода подколенной артерии в бранхиальную, на границе головы и туловища (рис. 170, 171). Три высших органа чувств - нос, глаз и ухо - первоначально были развиты в одинаковой форме у всех краниотов, как три пары небольших углублений в коже по бокам головы.

Орган обоняния, нос, имеет вид пары небольших ямок над ротовым отверстием, в передней части головы (рис. 169 *н*). Орган зрения, глаз, находится по бокам головы, также в виде впадины (рис. 169 *л*, 170 *б*), которой соответствует большой вырост переднего мозгового пузырька с каждой стороны. Еще дальше сзади, с каждой стороны головы, находится третье углубление - первый след органа слуха (рис. 169 *г*). Пока мы не видим ни более поздней сложной структуры этих органов, ни характерного строения лица.

Когда человеческий эмбрион достигает этой стадии развития, его еще едва ли можно отличить от эмбриона любого другого высшего позвоночного. Все основные части тела уже заложены: голова с примитивным черепом, зачатками трех высших органов чувств и пяти мозговых пузырьков, а также жаберными дугами и щелями; туловище со спинным мозгом, зачатками позвоночного столба, цепочкой метамеров, сердцем и главными кровеносными сосудами, почками. На этой стадии человек является высшим позвоночным, но не имеет существенных морфологических отличий от зародышей млекопитающих, птиц, рептилий и т. д. Это онтогенетический факт огромной важности. Из него можно сделать важнейшие филогенетические выводы.

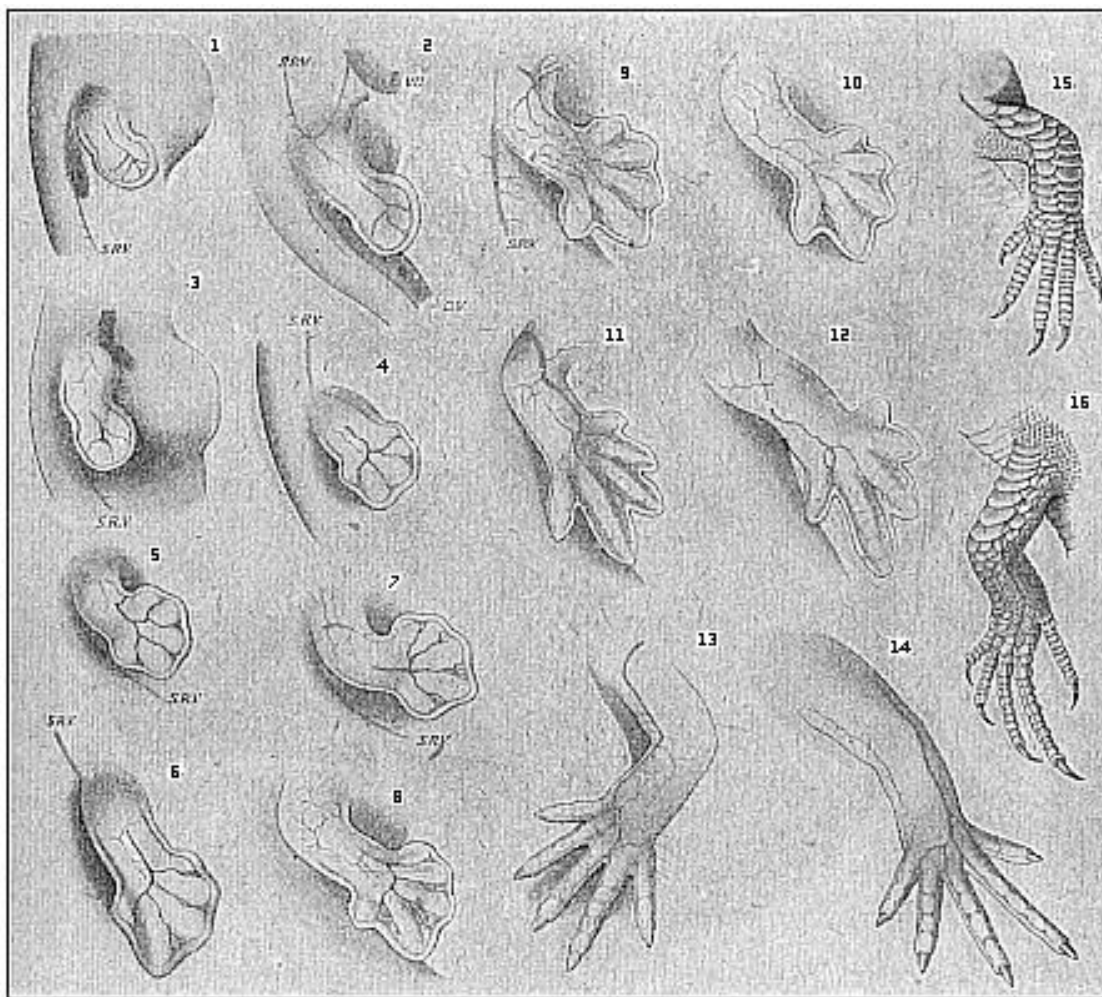


Рис. 174 - Развитие **ног ящерицы** (*Lacerta agilis*), с особым отношением к кровеносным сосудам. 1, 3, 5, 7, 9, 11 правая передняя лапа; 13, 15 левая передняя лапа; 2, 4, 6, 8, 10, 12 правая задняя лапа; 14, 16 левая задняя лапа; SRV боковые вены туловища, VU пупочная вена. (Из Ф. Хохштеттера.)

От конечностей не осталось и следа. Хотя голова и туловище разделены и все основные внутренние органы заложены, на этом этапе нет никаких признаков "конечностей"; они формируются позже. И здесь мы снова имеем факт, представляющий огромный интерес. Он доказывает, что у древних позвоночных не было ног, как, например, у самых низших из ныне живущих (амфиокса и циклостомы). Потомки этих древних безногих позвоночных обзавелись конечностями - двумя передними и двумя задними ногами - лишь на гораздо более поздней стадии развития. Сначала все они были похожи друг на друга, хотя впоследствии значительно различались по строению, став плавниками (грудными и брюшными) у рыб, крыльями и ногами у птиц, передними и задними лапами у ползающих животных, руками и ногами у приматов и человека. Все эти части развиваются из одной и той же простой исходной структуры, которая образуется вторично из стенки туловища (рис. 172, 173). Они всегда имеют вид двух пар маленьких почек, которые сначала представляют собой простые округлые бугорки или пластинки. Постепенно каждая из этих пластинок превращается в крупный выступ, в котором можно различить небольшую внутреннюю часть и более широкую внешнюю. Последняя является зачатком стопы или кисти, а первая - ноги или руки. Сходство первоначальных зачатков конечностей у разных групп позвоночных очень поразительно.

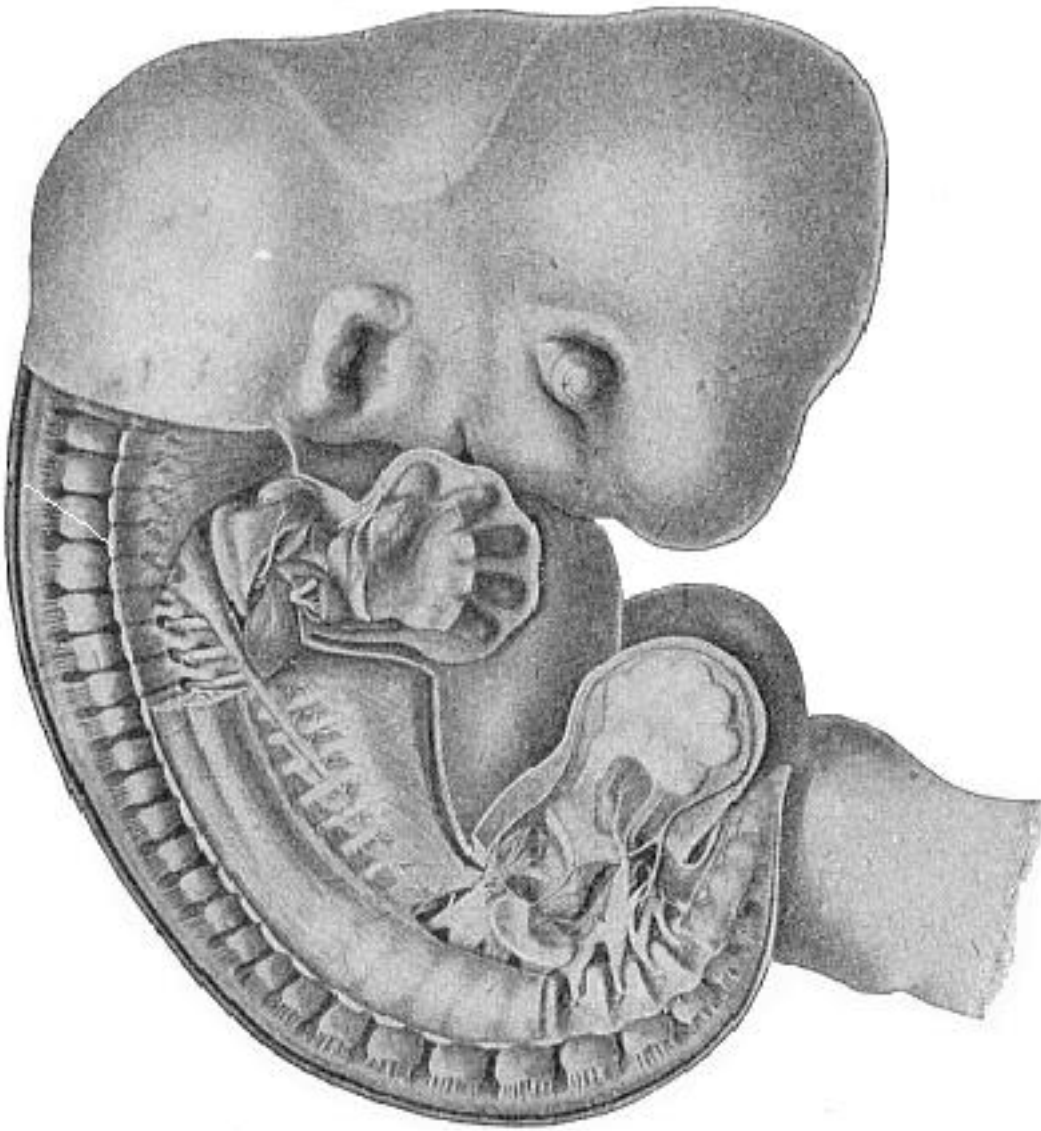


Рис. 175 - Человеческий **эмбрион**, возраст пять недель, длина полдюйма, вид справа, увеличенный. (Из *Рассела Бардина* и *Хармона Льюиса*.) В нерасчлененной голове мы видим глаз, рот и ухо. В туловище кожа и часть мышц удалены, так что хрящевой позвоночный столб свободен; от каждого позвонка (по направлению к коже спины) отходит спинной корешок спинного нерва. В середине нижней половины фигуры видна часть ребер и межреберных мышц. Кожа и мышцы также удалены с правых конечностей; внутри плавниковой пластины хорошо видны внутренние зачатки пяти пальцев руки и пяти пальцев стопы, а также мощная сеть нервов, идущих от спинного мозга к конечностям. Хвост выступает под стопой, а справа от него находится первая часть пуповины.

Как пять пальцев на руках или ногах с их кровеносными сосудами постепенно дифференцируются внутри простой плавниковой структуры конечностей, можно увидеть на примере ящерицы, изображенной на рис. 174. Точно так же они формируются и у человека: у пятинедельного эмбриона пять пальцев можно четко различить внутри плавниковой пластинки (рис. 175).

Внимательное изучение и сравнение эмбрионов человека и других позвоночных на этой стадии развития очень поучительно и открывает беспристрастному студенту больше тайн, чем все религии мира вместе взятые. Например, если мы внимательно сравним три последовательные стадии развития, которые представлены, у двадцати различных амниот,

то обнаружим поразительное сходство. Когда мы видим, что двадцать различных амниот с такими разными характерами развиваются из одной и той же эмбриональной формы, мы можем легко понять, что все они, возможно, происходят от общего предка.

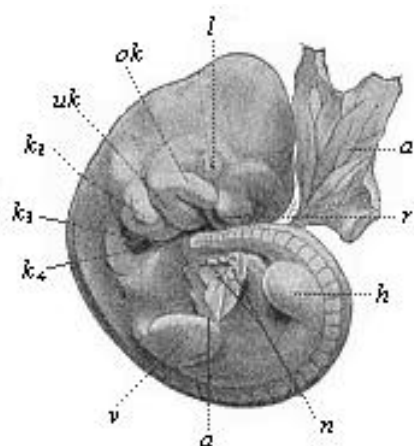


Fig. 176

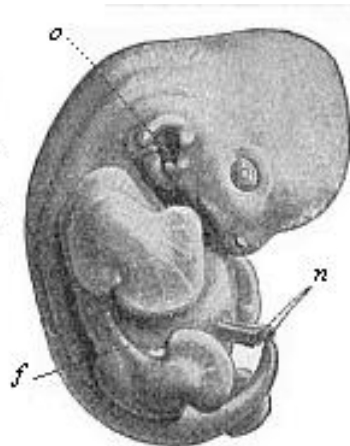


Fig. 177



Fig. 178

Рис. 176-178-Эмбрионы **летучей мыши** (*Vespertilio murinus*) на трех различных стадиях. (Из Оскара Шульце.) Рис. 176: Рудиментарные конечности (*v* передняя нога, *h* задняя нога). *l* линзовидное углубление, *r* обонятельная ямка, *ok* верхняя челюсть, *uk* нижняя челюсть, *k₂*, *k₃*, *k₄* первая, вторая и третья жаберные дуги, *a* амнион, *n* пупочный сосуд, *d* желточный мешок. Рис. 177: Зачаток летательной перепонки, мембранозная складка между передней и задней ногой. *n* пупочный сосуд, *o* ушное отверстие, *f* летательная перепонка. Рис. 178: Летательная перепонка развита и растянута по пальцам рук, которые закрывают лицо.

На первой стадии развития, когда голова с пятью мозговыми пузырьками уже четко обозначена, но еще нет конечностей, зародыши всех позвоночных, от рыб до человека, отличаются друг от друга лишь случайно или совсем не отличаются. На второй стадии, когда появляются конечности, мы начинаем видеть различия между зародышами низших и высших позвоночных; но человеческий зародыш все еще едва отличим от зародышей высших млекопитающих. На третьей стадии, когда исчезают жаберные дуги и формируется лицо, различия становятся более выраженными. Это факты, значение которых невозможно преувеличить.^[27]

^[27] Потому что они показывают, как самые разнообразные структуры могут развиваться из общей формы. Поскольку мы видим это на примере эмбрионов, мы вправе предположить это и в случае со стволовыми формами. Тем не менее, это сходство, каким бы большим оно ни было, никогда не является настоящим тождеством. Даже зародыши разных особей одного вида обычно не идентичны. Если читатель найдет в библиотеке полное издание этой работы, он обнаружит шесть пластин, иллюстрирующих эти двадцать эмбрионов.

Если между процессами эмбриологии и истории ствола существует тесная причинно-следственная связь, как мы должны предполагать в силу законов наследственности, то из этих онтогенетических фактов сразу же следует несколько важных филогенетических выводов. Глубокое и поразительное сходство в эмбриональном развитии человека и других позвоночных можно объяснить только тогда, когда мы признаем их происхождение от общего предка. Это общее происхождение сегодня признают все компетентные ученые; они заменили естественную эволюцию сверхъестественным сотворением организмов.

Глава XV.

ПЛОДНЫЕ ОБОЛОЧКИ И КРОВООБРАЩЕНИЕ

Среди множества интересных явлений, с которыми мы столкнулись в ходе изучения эмбриологии человека, особое значение имеет тот факт, что развитие человеческого организма с самого начала происходит по тем же принципам, что и у других живородящих млекопитающих. Фактически, все эмбриональные особенности, отличающие млекопитающих от других животных, встречаются и у человека; даже яйцеклетка с ее отличительной мембраной (*zona pellucida*, рис. 14) имеет такое же типичное строение у всех млекопитающих (кроме более древних яйцекладущих однопроходных). Из строения развитого человека уже давно было сделано заключение, что его естественное место в животном царстве - среди млекопитающих. Линней (1735) в своей *"Системе природы"* поместил его в этот класс вместе с обезьянами, в один и тот же порядок (*приматы*). Эта позиция полностью подтверждается сравнительной эмбриологией. Мы видим, что человек полностью сходен с высшими млекопитающими, и прежде всего с обезьянами, как в эмбриональном развитии, так и в анатомическом строении. И если мы попытаемся понять это онтогенетическое сходство в свете биогенетического закона, то обнаружим, что оно ясно и обязательно доказывает происхождение человека от ряда других млекопитающих, и в первую очередь от приматов. Общее происхождение человека и других млекопитающих от одной древней стволовой формы больше не подлежит сомнению; не подлежит сомнению и непосредственное кровное родство человека и обезьяны.

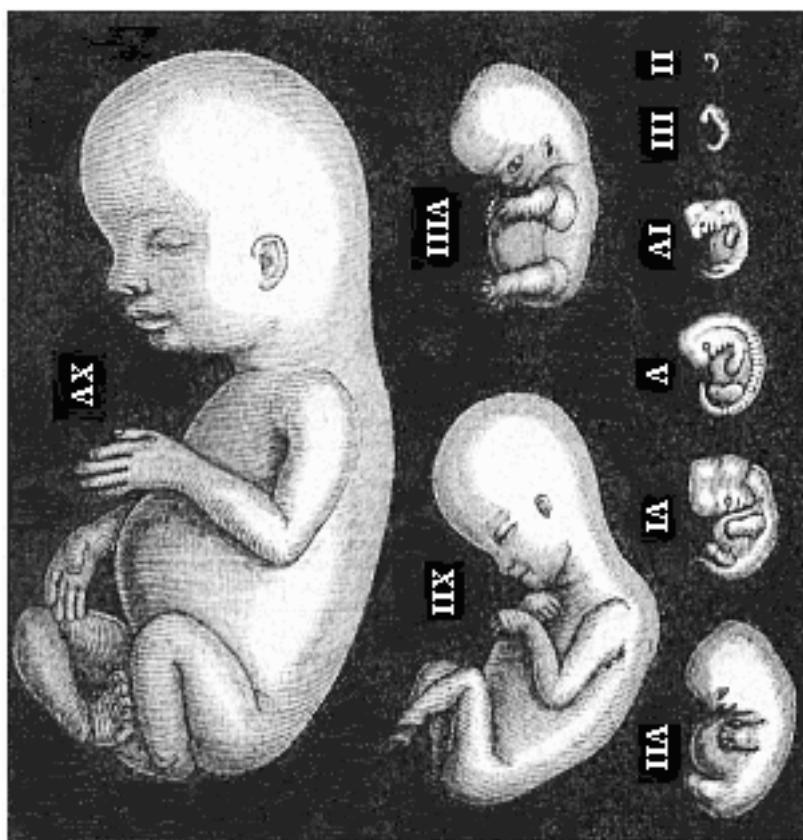


Рис. 179 - Человеческие эмбрионы со второй по пятнадцатую неделю, вид слева, изогнутая спинка повернута вправо. (В основном по Эккеру.) II от четырнадцати дней. III от трех недель. IV от четырех недель. V от пяти недель. VI от шести недель. VII от семи недель. VIII - восемь недель. XII - двенадцать недель. XV - пятнадцать недель.

На поздней стадии развития, когда тело млекопитающего можно признать таковым, в зародыше человека и других млекопитающих еще заметно существенное согласие во всей телесной форме и внутреннем строении. Но на более ранней стадии, когда конечности, жаберные дуги, органы чувств и т. д. уже намечены, мы еще не можем распознать зародыши млекопитающих как таковые и отличить их от зародышей птиц и рептилий. Рассматривая еще более ранние стадии развития, мы не можем обнаружить никаких существенных различий в строении тела между зародышами высших позвоночных и низших, амфибий и рыб. Если же мы вернемся к построению тела из четырех зародышевых слоев, то с удивлением обнаружим, что эти четыре слоя одинаковы у всех позвоночных и везде принимают одинаковое участие в формировании основных органов тела. Если мы поинтересуемся происхождением этих четырех вторичных слоев, то узнаем, что они всегда возникают одинаковым образом из двух первичных слоев, а последние имеют одинаковое значение у всех метазоа (*то есть* у всех животных, кроме одноклеточных). Наконец, мы видим, что клетки, составляющие первичные зародышевые слои, в каждом случае обязаны своим происхождением многократному расщеплению одной простой клетки - стволовой клетки или оплодотворенной яйцеклетки.

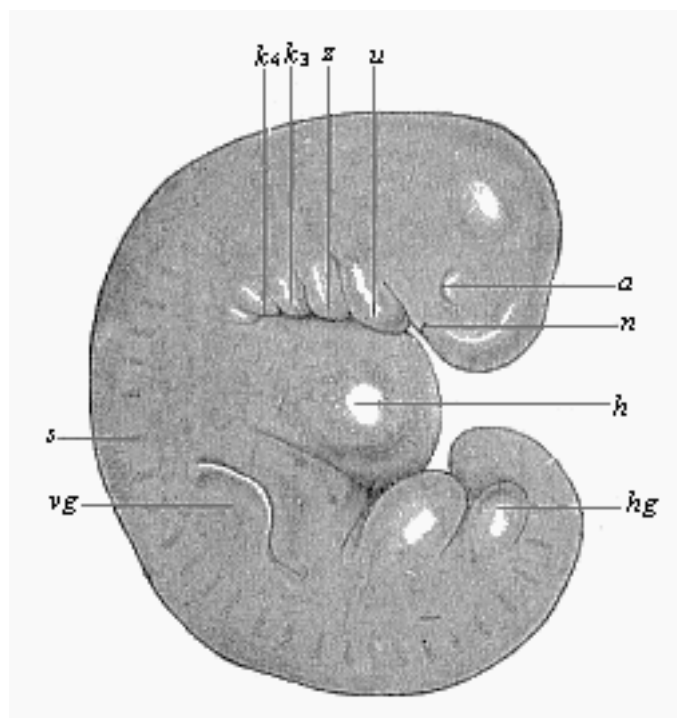


Рис. 180 - Очень **молодой человеческий эмбрион четвертой недели**, длиной в одну четвертую дюйма (извлечен из утробы самоубийцы через восемь часов после смерти). (По Рабле) *n* носовая ямка, *a* глаз, *u* нижняя челюсть, *z* дуга подъязычной кости, *k₃* и *k₄* третья и четвертая жаберные дуги, *h* сердце; *s* примитивные сегменты, *vg* передняя конечность (рука), *hg* задняя конечность (нога), между ними вентральная ножка.

Невозможно слишком сильно подчеркнуть это замечательное совпадение основных эмбриональных признаков у человека и других животных. Позже мы воспользуемся им для нашей монофилетической теории происхождения - гипотезы об общем происхождении человека и всех метазоа от гастролы. Первые зачатки основных частей тела, особенно самого древнего органа, пищеварительного канала, везде одинаковы; они всегда имеют одну и ту же предельно простую форму. Все особенности, отличающие различные группы животных друг от друга, проявляются лишь постепенно, в процессе эмбрионального развития; и чем теснее родство различных групп, тем позже они обнаруживаются. Мы можем

сформулировать это явление в виде определенного закона, который в некотором смысле можно рассматривать как приложение к нашему биогенетическому закону. Это закон онтогенетической связи родственных форм животных. Он гласит: Чем ближе родство двух полностью развитых животных в отношении всего их телесного строения и чем ближе они связаны в классификации животного царства, тем дольше их эмбриональные формы сохраняют свою идентичность, и тем дольше невозможно (или возможно только на основании подчиненных признаков) различать их эмбрионы. Этот закон распространяется на всех животных, эмбриональное развитие которых в основном является наследственным обобщением истории их предков или у которых первоначальная форма развития была точно сохранена наследственностью. Если же она была изменена в результате кеногенеза или нарушения развития, мы обнаруживаем ограничение закона, которое возрастает пропорционально появлению новых признаков в результате адаптации (см. главу I, с. 4-6). Таким образом, очевидные исключения из закона всегда можно отнести к кеногенезу.

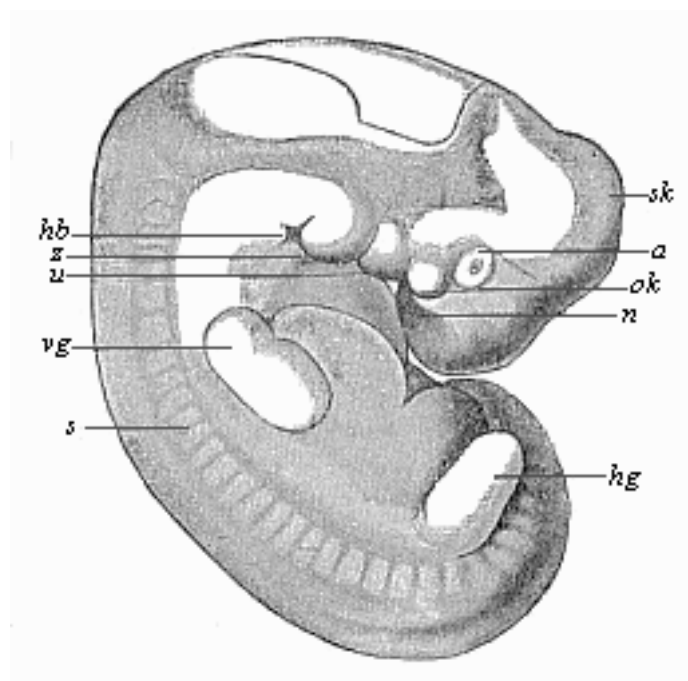


Рис. 181 - Человеческий **эмбрион середины пятой недели**, длиной в одну треть дюйма. (Из Рабле.) Буквы как на рис. 180, за исключением *sk* кривой череп, *ok* верхняя челюсть, *hb* шейный отросток.

Если мы применим к человеку этот закон онтогенетической связи родственных форм и быстро пробежимся по самым ранним стадиям его развития с учетом этого закона, то прежде всего заметим структурную идентичность яйцеклетки у человека и других млекопитающих в самом начале (рис. 1, 14). Яйцеклетка человека обладает всеми отличительными признаками яйцеклетки живородящих млекопитающих, особенно характерным образованием ее мембраны (*zona pellucida*), что четко отличает ее от яйцеклеток всех других животных. Когда человеческий зародыш достигает четырнадцатидневного возраста, он образует круглый пузырек (или "эмбриональный пузырек") диаметром около четверти дюйма. Более толстая часть ее границы образует простой подошвенный эмбриональный щит длиной в одну двенадцатую дюйма (рис. 133). На его дорсальной стороне мы находим по средней линии прямую медуллярную борозду, окаймленную двумя параллельными дорсальными или медуллярными выбуханиями. Сзади она переходит через нервно-мышечный канал в примитивную кишку или примитивную борозду. Отсюда происходит складывание двух заглоточных кишок так же, как и у других

млекопитающих (см. рис. 96, 97). В середине подошвенного эмбрионального щита сразу же начинают появляться первые примитивные сегменты. В этом возрасте зародыш человека невозможно отличить от зародыша других млекопитающих, например, зайца или собаки.

Через неделю (или после двадцать первого дня) человеческий эмбрион удвоил свою длину; теперь он составляет около одной пятой дюйма и при виде сбоку демонстрирует характерный изгиб спины, вздутие головного конца, первые очертания трех высших органов чувств и зачатки жаберных лепестков, которые пронизывают бока шеи (рис. 179, III). Аллантоис вырос из кишечника позади. Зародыш уже полностью заключен в амнион и только в середине брюшка соединен вителлиновым протоком с зародышевым пузырьком, который переходит в желточную кишку. На этой стадии нет ни конечностей, ни конечностей, ни следов рук или ног. Головной конец сильно ограничен от хвостового, а первые очертания мозговых пузырьков спереди и сердца внизу, под предплечьем, уже более или менее отчетливо видны. Но настоящего лица еще нет. Более того, на этом этапе мы тщетно ищем особый характер, который мог бы отличить человеческий эмбрион от эмбрионов других млекопитающих.

Неделю спустя (после четвертой недели, на двадцать восьмой - тридцатый день развития) человеческий эмбрион достиг длины около трети дюйма (рис. 179 IV). Теперь мы можем ясно различить голову с ее различными частями; внутри нее - пять примитивных мозговых пузырьков (передний мозг, средний мозг, промежуточный мозг, задний мозг и задний мозг); под головой - жаберные дуги, которые разделяют жаберные щели; по бокам головы - зачатки глаз, пара ямок в наружной коже, с парой соответствующих простых пузырьков, растущих из боковой стенки переднего мозга (рис. 180, 181 а). Далеко позади глаз, над последними жаберными дугами, мы видим везикулярный зачаток аускультативного органа. Зачатки конечностей теперь четко очерчены - четыре простых почки в форме круглых пластинок, пара передних (*vg*) и пара задних ног (*hg*), первые немного крупнее вторых. Крупная голова наклоняется над туловищем почти под прямым углом. Последний все еще соединен посередине брюшной стороны с эмбриональной везикулой, но эмбрион еще больше отделился от нее, так что она уже свисает в виде желтка-сак. Задняя часть тела также сильно изогнута, так что заостренный конец хвоста направлен к голове. Голова и лицевая часть полностью утоплены на еще открытой груди. Вскоре изгиб увеличивается настолько, что хвост почти касается лба (рис. 179 В.; рис. 181). На круглой спинной поверхности можно выделить три или четыре особых изгиба: черепной изгиб в области второго мозгового пузырька, шейный изгиб у начала спинного мозга и хвостовой изгиб на переднем конце. Этот ярко выраженный изгиб есть только у человека и высших позвоночных (амниот); у низших позвоночных он гораздо слабее или вовсе отсутствует. В этом возрасте (четыре недели) у человека появляется значительный хвост, вдвое длиннее ног. Вертикальный продольный разрез через среднюю плоскость этого хвоста (рис. 182) показывает, что задний конец спинного мозга простирается до острия хвоста, так же как и лежащая под ним хорда (*chorda*), конечное продолжение позвоночного столба. Из последнего видны зачатки семи копчиковых (или нижних) позвонков - тридцать два указывают на третий и тридцать шесть на седьмой из них. Под позвоночным столбом мы видим задние концы двух крупных кровеносных сосудов хвоста - главной артерии (*aorta caudalis* или *arteria sacralis media*, *Ao*) и главной вены (*vena caudalis* или *sacralis media*). Под ними находится отверстие заднего прохода (*an*) и мочеполовой синус (*S.ug*). Из этого анатомического строения человеческого хвоста совершенно ясно, что он является рудиментом обезьяньего хвоста, последним наследственным реликтом длинного волосатого хвоста, который передавался от наших третичных предков-приматов до наших дней.

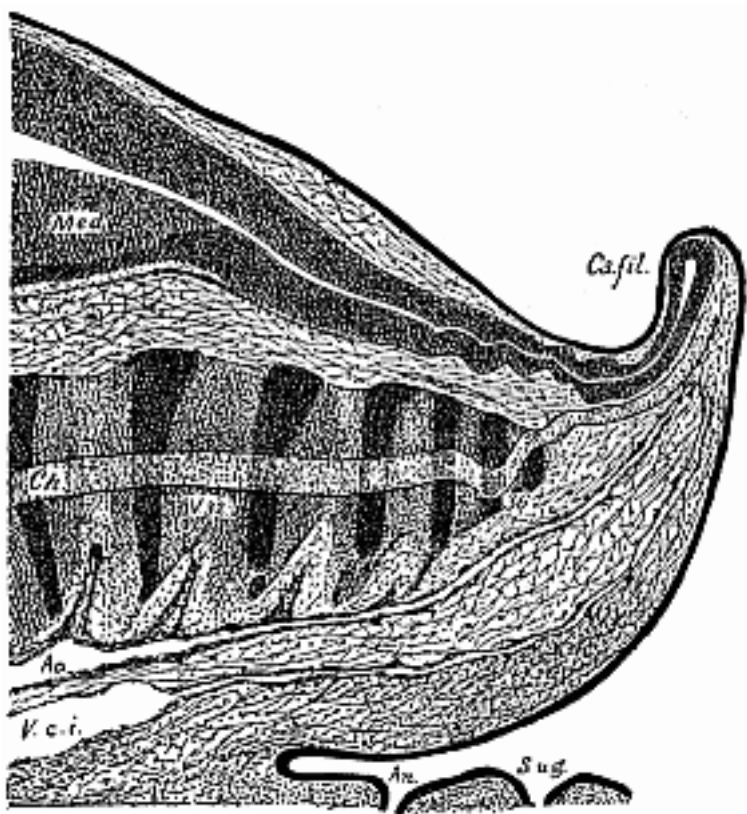


Рис. 182 - Средний **продольный разрез хвоста человеческого эмбриона** длиной две трети дюйма. (Из *Росса Грэнвилла Харрисона*.) *Med* medullary tube, *Ca.fil* caudal filament, *ch* chorda, *ao* caudal artery, *V.c.i* caudal vein, *anus*, *S.ug* sinus urogenitalis.

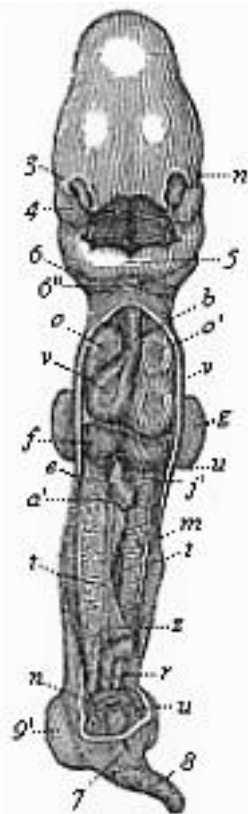


Рис. 183 - Человеческий **эмбрион в возрасте четырех недель, вскрытый** с вентральной стороны. Брюшная и спинная стенки отрезаются, чтобы показать содержимое грудной и

брюшной полостей. Удаляются все придатки (амнион, аллантаис, желточный мешок), а также средняя часть кишечника. *n* глаз, 3 нос, 4 верхняя челюсть, 5 нижняя челюсть, 6 вторая, 6'' третья жаберная дуга, *ov* сердце (*o* правое, *o'* левое ушко; *v* правый, *v'* левый желудочки), *b* начало аорты, *f* печень (*u* пупочная вена), *e* кишечник (с вителлиновой артерией, отрезанной у *a'*), *j'* вителлиновая вена, *m* примитивные почки, *t* рудиментарные половые железы, *r* терминальная кишка (отрезанная у брыжейки *z*), *n* пупочная артерия, *u* пупочная вена, 9 передних ног, 9' задних ног. (Из Косте.)

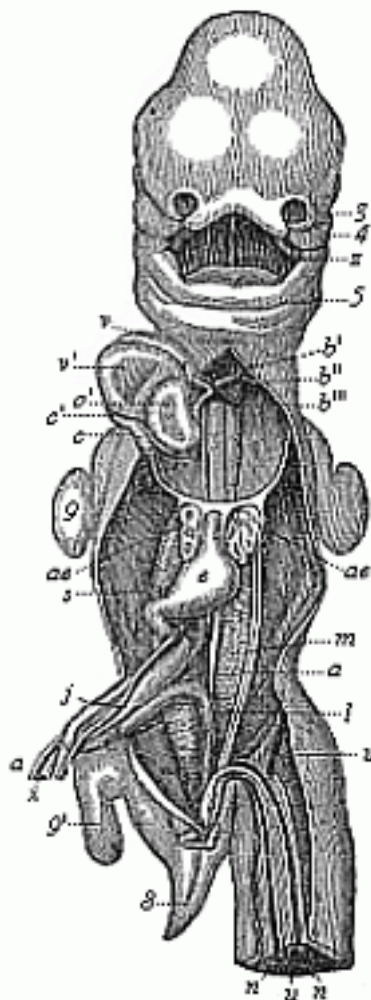


Рис. 184 - Человеческий **эмбрион пятинедельного возраста, вскрытый** с вентральной стороны (как на рис. 183). Грудь, брюшная стенка и печень удалены. 3 наружный носовой ход, 4 верхняя челюсть, 5 нижняя челюсть, *z* язык, *v* правый, *v'* левый желудочек сердца, *o'* левая ушная раковина, *b* начало аорты, *b'*, *b'*, *b'* первая, вторая и третья аортальные арки, *c*, *c'*, *c''* полая вена, *ae* легкие (у легочная артерия), *e* желудок, *m* примитивные почки (*j* левая стекловидная вена, *s* кистозная вена, *a* правая стекловидная артерия, *n* пупочная артерия, *u* пупочная вена), *x* стекловидный проток, *i* прямая кишка, 8 хвост, 9 передняя лапа, 9' задняя лапа. (Из Косте.)

Иногда случается, что мы находим даже внешние реликты роста этого хвоста. Согласно иллюстрированным работам генерального хирурга Греции Бернхарда Орнштейна, такие хвостатые люди - не редкость; не исключено, что они дали начало древним басням о сатирах. Большое количество таких случаев приводит Макс Бартельс в своем очерке "Хвостатые люди" (1884, в *Archiv für Anthropologie*, Band XV) и подвергает их критическому анализу. Эти атавистические человеческие хвосты часто подвижны; иногда они содержат

только мышцы и жир, иногда также рудименты хвостовых позвонков. Их длина достигает восьми-десяти дюймов и более. Грэнвилл Харрисон очень тщательно изучил один из таких случаев "свиного хвоста", который он удалил с помощью операции у шести месячного ребенка в 1901 году. Хвост быстро двигался, когда ребенок плакал или был возбужден, и был вытянут вверх, когда находился в состоянии покоя.



Рис. 185 - Голова мисс Джулии Пастраны. (По фотографии Хинтце).

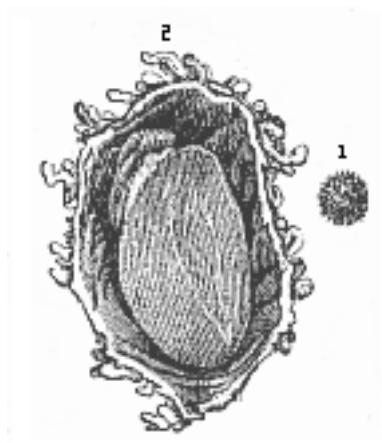


Рис. 186 - Человеческая **яйцеклетка двенадцати-тринадцати дней (?)**. (Из Аллена Томсона.) 1. Не вскрыта. 2. Открыта и увеличена. Внутри наружного хориона крошечный изогнутый эмбрион лежит на большом эмбриональном пузырьке, слева вверху.

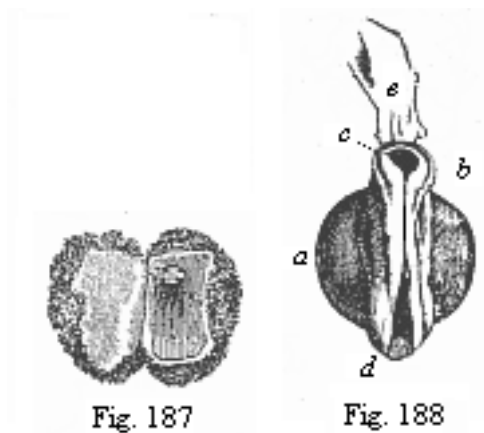


Рис. 187 - Человеческая **яйцеклетка десяти дней**. (Из Аллена Томсона.) Вскрыта; маленький эмбрион в правой половине, вверху.

Рис. 188 - Человеческий **десятидневный эмбрион**, взятый из предыдущей яйцеклетки, увеличенный; *а* - желточно-крестцовый, *б* - шейка (медуллярная борозда уже закрыта), *в* -

головка (с открытой медуллярной бороздкой), *г* - задняя часть (с открытой медуллярной бороздкой), *д* - клочок амниона.

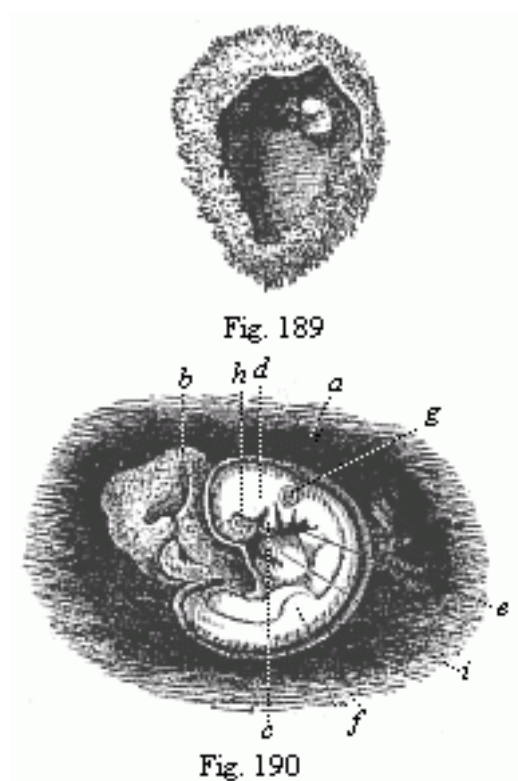


Рис. 189 - Человеческая **яйцеклетка** от двадцати до двадцати двух дней. (По Аллену Томсону.) Вскрыта. Хорион образует просторный пузырек, к внутренней стенке которого коротким пупочным канатиком прикреплен маленький зародыш (справа вверху).

Рис. 190. **Зародыш** человека в возрасте от двадцати до двадцати двух дней, взятый из предыдущей яйцеклетки, увеличенный. *а* амнион, *б* желточный мешок, *с* нижнечелюстной отросток первой жаберной дуги, *д* верхнечелюстной отросток той же дуги, *е* вторая жаберная дуга (две меньшие позади). Отчетливо видны три жаберные щели. *ф* рудиментарная передняя лапа, *г* слуховой пузырек, *h* глаз, *и* сердце.

По мнению некоторых путешественников и антропологов, атавистическая форма хвоста передается по наследству в некоторых изолированных племенах (особенно в юго-восточной Азии и на архипелаге), так что можно говорить об особой расе или "виде" хвостатых людей (*Homo caudatus*). Бартельс "не сомневается, что эти хвостатые люди будут обнаружены в ходе развития наших географических и этнографических знаний о данных землях" (*Archiv für Anthropologie*, Band XV, p. 129).

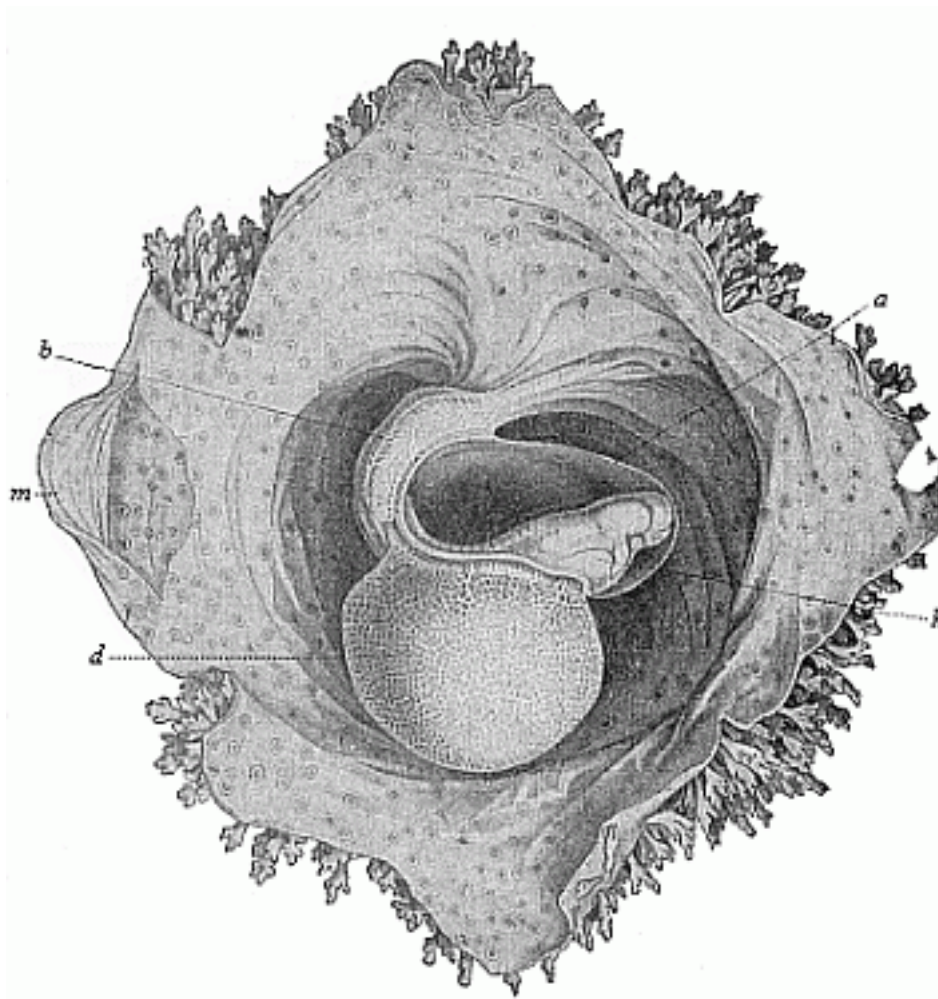


Рис. 191 - Человеческий **эмбрион шестнадцати-восемнадцати дней**. (Из *Косте*.)

Увеличенный. Зародыш окружен амнионом (а) и свободно лежит вместе с ним в раскрытом эмбриональном пузырьке. Брюшко втянуто большим желточным синусом (d) и прикреплено к внутренней стенке эмбриональной мембраны короткой и толстой ножкой (b). Поэтому нормальный выпуклый изгиб спины (рис. 190) здесь превращается в ненормальную вогнутую поверхность. *h* сердце, *m* теменная мезодерма. Пятна на наружной стенке серолеммы - это корни ветвящихся хорион-ворсинок, которые свободны на границе.

Вскрывая месячный эмбрион человека (рис. 183), мы обнаруживаем, что пищеварительный канал сформирован в полости тела и большей частью отрезан от эмбрионального пузырька. Имеются отверстия как рта, так и ануса. Но ротовая полость еще не отделена от носовой, а лицо еще не сформировано. Сердце показывает все свои четыре отдела; оно очень большое и почти заполняет всю грудную полость (рис. 183 ov). Позади него находятся очень маленькие зачаточные легкие. Примитивные почки (*m*) очень велики; они заполняют большую часть брюшной полости и простираются от печени (*f*) до тазовой кишки. Таким образом, к концу первого месяца все основные органы уже очерчены. Но на этом этапе нет никаких особенностей, по которым человеческий эмбрион существенно отличался бы от эмбриона собаки, зайца, быка или лошади - словом, от любого другого высшего млекопитающего. Все эти зародыши имеют одинаковую или, по крайней мере, очень похожую форму; максимум, что их можно отличить от человеческого зародыша, - это общий размер тела или какая-то другая незначительная разница в размерах. Так, например, у человека голова больше в пропорции к туловищу, чем у быка. Хвост у собаки длиннее, чем у человека. Все это незначительные различия. С другой стороны, вся внутренняя организация,

форма и расположение различных органов у четырехнедельного эмбриона человека, как и у эмбрионов других млекопитающих на соответствующих стадиях, по сути, одинаковы.

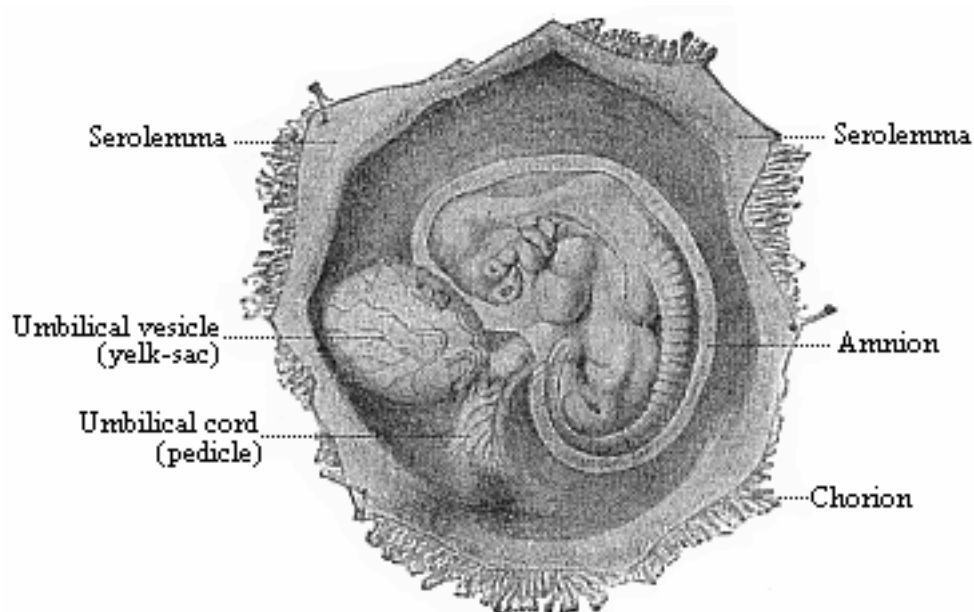


Рис. 192 - Человеческий **эмбрион** четвертой недели, длиной в одну треть дюйма, лежащий в рассеченном хорионе.



Рис. 193 - Человеческий **эмбрион** четвертой недели, с оболочками, как на рис. 192, но немного старше. Желточный мешок меньше, амнион и хорион больше.

В остальном это второй месяц развития человека. На рис. 179 изображены шестинедельный (VI), семинедельный (VII) и восьминедельный (VIII) эмбрионы человека в натуральную величину. Различия, которые отличают человеческого эмбриона от эмбриона собаки и низших млекопитающих, теперь становятся более выраженными. Мы видим важные различия на шестой и еще больше на восьмой неделе, особенно в формировании головы. Размер различных отделов мозга у человека больше, а хвост короче.

Другие различия между человеком и низшими млекопитающими заключаются в относительных размерах внутренних органов. Но даже на этой стадии человеческий зародыш мало чем отличается от зародышей ближайших родственников - приматов, особенно антропоморфных.

Черты, по которым мы их различаем, становятся понятны лишь позднее. Даже на гораздо более продвинутой стадии развития, когда мы можем с первого взгляда отличить человеческий плод от плода копытных, он все еще очень похож на плод высших приматов. Наконец появляются отличительные черты, и мы можем с первого взгляда уверенно отличить человеческий эмбрион от эмбриона всех других млекопитающих в последние четыре месяца жизни плода - с шестого по девятый месяц беременности. Тогда же мы начинаем находить различия между различными расами людей, особенно в отношении формирования черепа и лица. (См. главу XXIII.)



Рис. 194 - Человеческий **эмбрион с оболочками** в возрасте шести недель. Наружной оболочкой всей яйцеклетки является хорион, густо покрытый ветвящимися ворсинками, являющимися продуктом серозной оболочки. Зародыш заключен в нежный амнион-сак. Желточный мешок уменьшается до маленького грушевидного пупочного пузырька; его тонкая ножка, длинный вителлиновый проток, заключена в пуповину. В последнем, за вителлиновым протоком, находится гораздо более короткая ножка аллантаиса, внутренняя пластинка которого (слой кишечной железы) образует большой пузырек у большинства млекопитающих, а наружная пластинка прикреплена к внутренней стенке наружной оболочки зародыша и образует там плаценту. (Половина диаграммы.)

Поразительное сходство, которое так долго сохраняется между эмбрионом человека и высших приматов, исчезает гораздо раньше у низших приматов. Естественно, дольше всего оно сохраняется у крупных антропоморфных обезьян (горилла, шимпанзе, оранг, гиббон). Физиономическое сходство этих животных, которое мы находим таким большим в их раннем возрасте, уменьшается с возрастом. С другой стороны, оно сохраняется на протяжении всей жизни у замечательной длинноносой обезьяны с Борнео (*Nasalis larvatus*). Ее точеной форме носа позавидовал бы многие человек, у которого этот орган слишком мал. Если сравнить лицо длинноносой обезьяны с лицом аномально обезьяноподобных человеческих существ (таких как знаменитая мисс Джулия Пастрана, рис. 185), то можно признать, что оно представляет собой более высокую ступень развития. Среди нас все еще есть люди, которые

ищут в лице "образ Божий в человеке". Длинноносая обезьяна имеет на это больше прав, чем некоторые из встречающихся нам обрюзгших человеческих особей.

Это прогрессивное отличие человека от животного, основанное на законе онтогенетической связи между родственными формами, проявляется как в строении внутренних органов, так и во внешней форме. Оно выражается также в строении оболочек и придатков, которые окружают плод снаружи и которые мы сейчас рассмотрим более подробно. Два из этих придатков - амнион и аллантаис - встречаются только у трех высших классов позвоночных, а третий, желточно-сальниковый, - у большинства позвоночных. Это обстоятельство имеет огромное значение и дает нам ценные данные для построения генеалогического древа человека.

Что касается внешней мембраны, которая окружает яйцеклетку в матке млекопитающих, то у человека она такая же, как и у высших млекопитающих. Яйцеклетка, как помнит читатель, сначала окружена прозрачной бесструктурной *оволеммой* или *zona pellucida* (рис. 1, 14). Но очень скоро, еще на первой неделе развития, ее заменяет постоянный хорион. Он образуется из наружного слоя амниона - *серолеммы*, или "серозной мембраны", формирование которой мы рассмотрим далее; он окружает плод и его придатки в виде широкого, полностью закрытого мешка; пространство между ними, заполненное прозрачной водянистой жидкостью, - *это сероцелом*, или межамниотическая полость ("внеэмбриональное тело-полость"). Но гладкая поверхность мешка быстро покрывается множеством крошечных ворсинок, которые на самом деле являются полыми выростами, похожими на пальцы перчатки (рис. 186, 191, 198 хз). Они разветвляются и проталкиваются в соответствующие углубления, образованные трубчатыми железами слизистой оболочки материнской утробы. Таким образом, яйцеклетка закрепляется на своем постоянном месте (рис. 186-194).

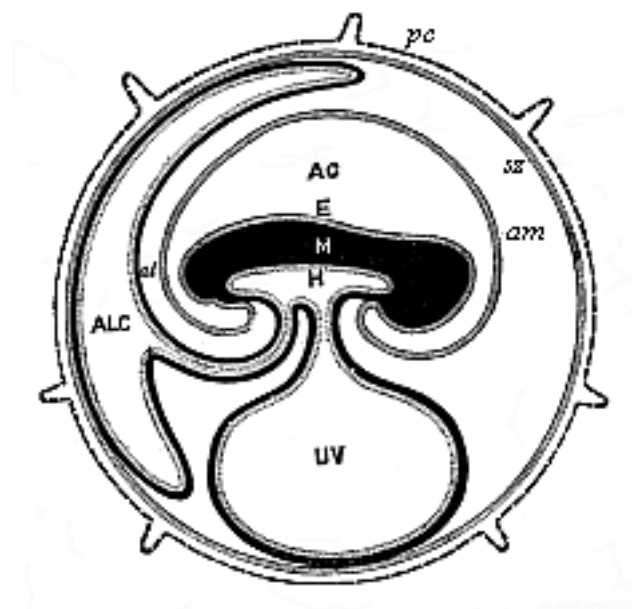


Рис. 195-Диаграмма **эмбриональных органов млекопитающего** (плодные оболочки и придатки). (Из Тернера.) *E, M, H* наружный, средний и внутренний зародышевый слой эмбрионального щита, который изображен в срединном продольном разрезе, вид слева. *am* amnion. *AC* амниотическая полость, *UV* желточный мешок или пупочный пузырь, *ALC* аллантаис, *al* pericœlom или serocœlom (межамниотическая полость), *sz* serolemma (или серозная оболочка), *pc* прохорион (с ворсинками)).

У человеческих яйцеклеток в возрасте от восьми до двенадцати дней эта внешняя мембрана, хорион, уже покрыта маленькими ворсинками, образуя шар или сфероид от одной четверти до одной трети дюйма в диаметре (рис. 186-188). По мере накопления большого количества жидкости внутри хориона он все больше расширяется, так что эмбрион занимает лишь небольшую часть пространства внутри пузырька. Ворсинки хориона становятся все больше и больше. Они все больше и больше разветвляются. Сначала ворсинки покрывают всю поверхность, но затем исчезают с большей ее части; затем они развиваются с пропорционально большей энергией в том месте, где из аллантаоиса формируется плацента.

Когда мы вскрываем хорион трехнедельного человеческого эмбриона, то обнаруживаем на вентральной стороне плода большой круглый мешок, наполненный жидкостью. Это желточный мешок, или "пупочный пузырь", происхождение которого мы уже рассматривали ранее. Чем больше становится эмбрион, тем меньше становится желточный мешок. В конце концов мы находим его остаток в виде маленького грушевидного пузырька, прикрепленного к длинному тонкому стеблю (или ножке) и свисающего с открытого живота плода (рис. 194). Эта ножка является вителлиновым протоком и отделяется от тела при закрытии пупка.

За желточным мешком на ранней стадии в брюшной полости эмбриона млекопитающих формируется второй придаток, имеющий гораздо большее значение. Это аллантаоис или "примитивный мочевой мешок", важный эмбриональный орган, встречающийся только у трех высших классов позвоночных. У всех амниот аллантаоис быстро появляется на заднем конце пищеварительного канала, вырастая из полости тазовой кишки (рис. 147 *r, u*, рис. 195 *ALC*).

Дальнейшее развитие аллантаоиса значительно варьирует в трех подклассах млекопитающих. Два низших подкласса, однопроходные и сумчатые, сохраняют более простое строение своих предков - рептилий. Стенка аллантаоиса и обволакивающей серолеммы остается гладкой и без ворсинок, как у птиц. Но у третьего подкласса млекопитающих серолемма образует, инвагинируя на своей наружной поверхности, ряд полых ворсинок, от которых она получила название *хориона* или *маллохориона*. Кишечно-волокнутистый слой аллантаоиса, богато снабженный ветвями пупочного сосуда, вдавливаются в эти ворсинки первичного хориона и образует "вторичный хорион". Его эмбриональные кровеносные сосуды тесно связаны с прилегающими материнскими кровеносными сосудами окружающей матки, и таким образом формируется важный питательный аппарат эмбриона, который мы называем плацентой.

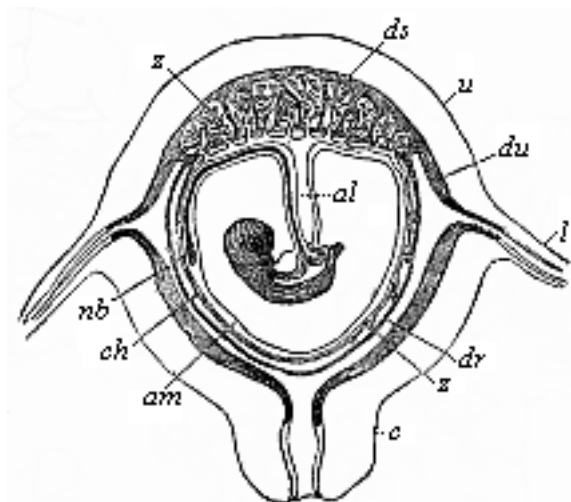


Рис. 196 - Диаграммный **фронтальный разрез беременной человеческой матки**. (Из Лонге.) Эмбрион подвешен за пуповину, которая окружает ножку аллантаиса (*al*). *nb* пупочный сосуд, *am* амнион, *ch* хорион, *ds* decidua serotina, *dv* decidua vera, *dr* decidua reflexa, *z* ворсины плаценты, *c* cervix uteri, *u* матка).

Ножка аллантаиса, соединяющая эмбрион с плацентой и проводящая мощные пупочные сосуды от первой к второй, покрыта амнионом и вместе с амниотической оболочкой и ножкой желточного пузыря образует так называемую *пуповину* (рис. 196 *al*). Поскольку крупная и наполненная кровью сосудистая сеть аллантаиса плода тесно прилегает слизистой оболочке материнской утробы, а перегородка между кровеносными сосудами матери и ребенка становится намного тоньше, мы получаем тот замечательный питательный аппарат плодного тела, который характерен для плаценты (или хориаты). К более подробному рассмотрению этого вопроса мы вернемся позже (см. главу XXIII).

В различных отрядах млекопитающих плацента претерпевает множество модификаций, которые отчасти имеют большое эволюционное значение и полезны для классификации. Лишь об одной из них следует упомянуть особо - о важном факте, установленном Селенкой в 1890 году, что характерная для человека плацентация присуща только антропоидам. У этой наиболее развитой группы млекопитающих аллантаис очень мал, вскоре теряет свою полость, а затем, как и амнион, претерпевает некоторые специфические изменения. Пуповина в этом случае развивается из так называемой "вентральной ножки". До недавнего времени это считалось структурой, присущей только человеку. Теперь мы знаем от Селенки, что часто обсуждаемая брюшная ножка - это всего лишь ножка аллантаиса, объединенная с ножкой амниона и рудиментарной ножкой желточно-сальниковой сумки. Она имеет точно такое же строение у оранга и гиббона (рис. 197) и, весьма вероятно, у шимпанзе и гориллы, как и у человека; следовательно, это не *опровержение*, а новое поразительное доказательство кровного родства человека и антропоидных обезьян.

Только у антропоидных обезьян - гиббона и оранга в Азии, шимпанзе и гориллы в Африке - мы находим то своеобразное и сложное формирование плаценты, которое характерно для человека (рис. 198). В этом случае на ранней стадии происходит тесное слияние хориона зародыша и той части слизистой оболочки матки, к которой он прикрепляется. Ворсинки хориона с содержащимися в них кровеносными сосудами настолько прорастают в богатую кровью ткань матки, что отделить их становится невозможно, и они вместе образуют нечто вроде лепешки. Она выходит в виде "последа" при родах; одновременно отрывается часть слизистой оболочки матки, которая неразрывно соединилась с хорионом; поэтому ее называют *децидуа* ("отпадающая мембрана"), а также "сито-мембрана", поскольку она пронизана отверстиями, как сито. Подобную децидуа мы находим у большинства высших плацентарных, но только у человека и антропоидных обезьян она делится на три части - наружную, внутреннюю и плацентарную децидуа. Наружная, или истинная, децидуа (рис. 196 *du*, рис. 199 *g*) - это часть слизистой оболочки матки, которая покрывает внутреннюю поверхность полости матки, где она не связана с плацентой. Плацентарная или губчатая децидуа (*placentalis* или *serotina*, рис. 196 *ds*, рис. 199 *d*) - это собственно плацента или ее материнская часть (*placenta uterina*), то есть та часть слизистой оболочки матки, которая тесно соединяется с ворсинками хориона плодной плаценты. Внутренняя, или ложная, децидуа (*interna* или *reflexa*, рис. 196 *dr*, рис. 199 *f*) - это та часть слизистой оболочки матки, которая окружает оставшуюся поверхность яйцеклетки, гладкий хорион (*chorion laeve*), в виде особой тонкой мембраны. Происхождение этих трех различных слизистых оболочек, в отношении которых раньше господствовали совершенно ошибочные мнения (сохранившиеся в их названиях), теперь совершенно ясно. Наружная *слизистая оболочка*

(*decidua vera*) - это специально измененный и впоследствии отделяемый поверхностный слой первоначальной слизистой оболочки матки. Плацентарная *decidua serotina* - это та часть предыдущей, которая полностью преобразуется в результате врастания хориона-ворсинок и используется для построения плаценты. Внутренняя *decidua reflexa* образуется путем поднятия круговой складки слизистой оболочки (на границе *decidua vera* и *serotina*), которая до конца растет над плодом (как амнион).

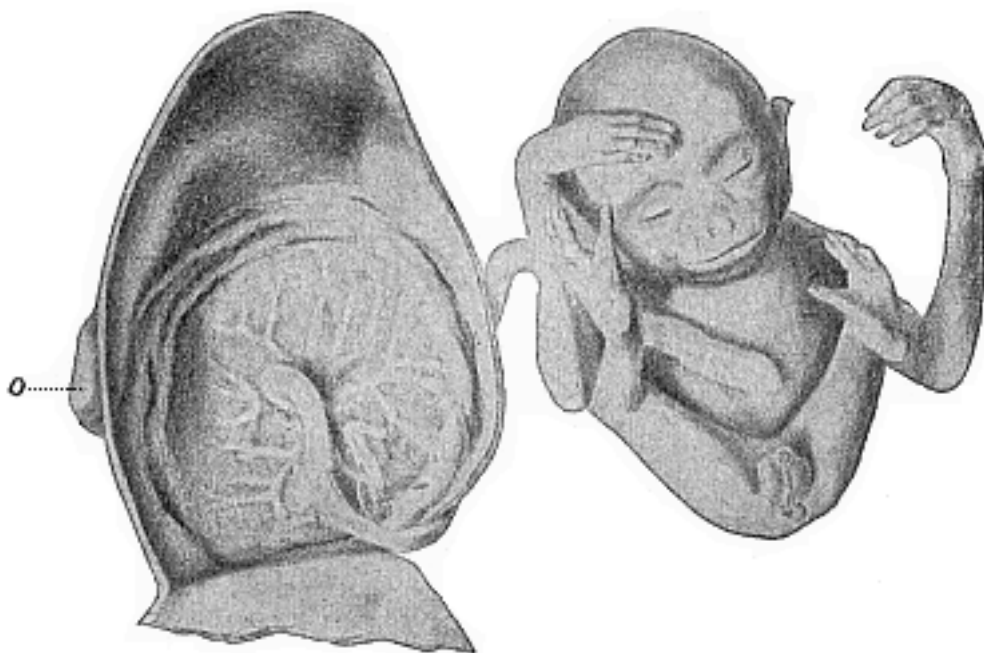


Рис. 197 - **Эмбрион** самца **сиамангского гиббона** (*Hylobates siamanga*) с Суматры; слева - рассеченная матка, от которой осталась только спинная половина. Эмбрион был извлечен, конечности сложены вместе; он все еще связан пуповиной с центром круглой плаценты, которая прикреплена к внутренней части матки. В утробе матери эмбрион занимает головное положение, и это нормально и для человека.

Своеобразные анатомические особенности, характерные для плодных оболочек человека, точно так же встречаются и у высших приматов. До недавнего времени считалось, что человеческий эмбрион отличается своеобразным строением твердого аллантаиса и специальной вентральной ножки, а пуповина развивается из него иначе, чем у других млекопитающих. Противники нежелательной "обезьяньей теории" делали на этом большой акцент и считали, что наконец-то обнаружили важный признак, отделяющий человека от всех остальных плацентарных. Но замечательные открытия, опубликованные выдающимся зоологом Селенкой в 1890 году, доказали, что человек разделяет эти особенности плацентации с антропоидными обезьянами, хотя они и не встречаются у других приматов. Таким образом, та самая особенность, которую наши критики выдвигали в качестве опровержения, стала важнейшим доказательством в пользу нашего питекантропного происхождения).

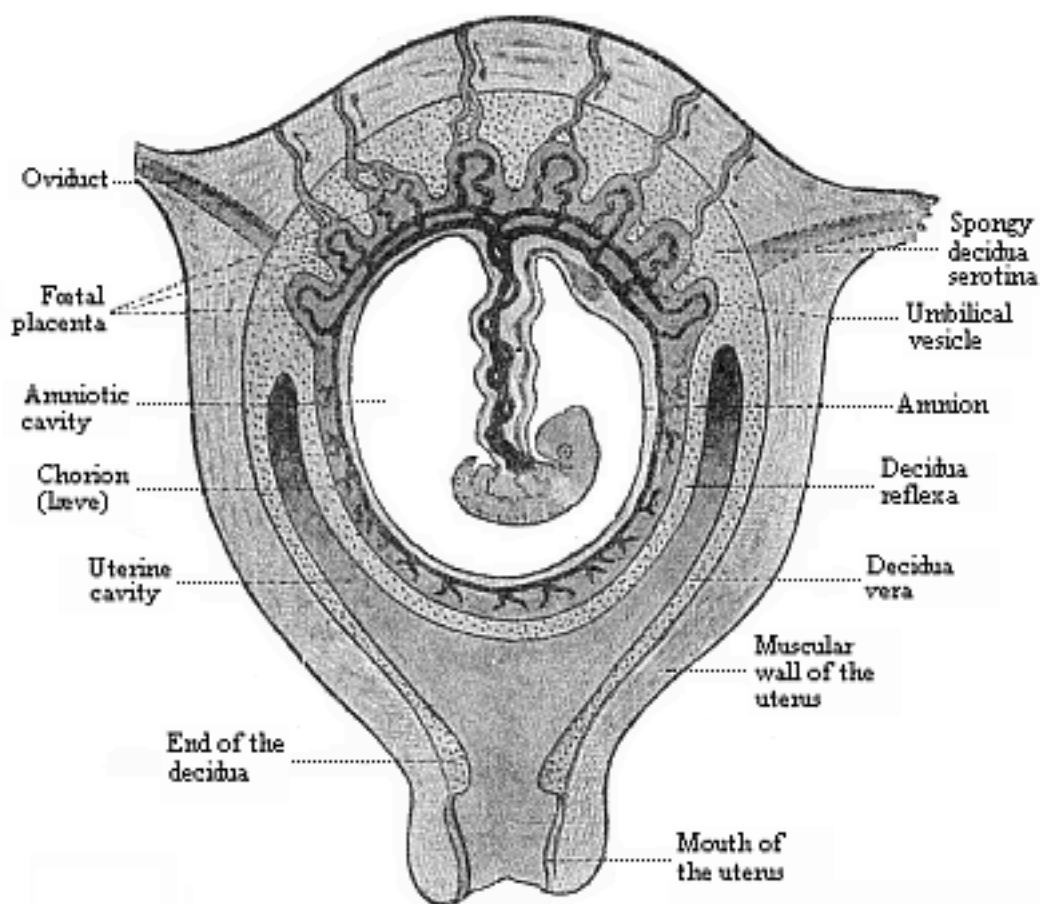


Рис. 198 - Фронтальный **разрез беременной человеческой матки**. (Из Тернера.) Эмбрион (в возрасте одного месяца) висит в середине амниотической полости на вентральной ножке или пуповине, которая соединяет его с плацентой (вверху).

Из трех везикулярных придатков амниотического эмбриона, которые мы сейчас описали, амнион не имеет кровеносных сосудов ни в один момент своего существования. Но две другие везикулы, желточный мешок и аллантоис, снабжены крупными кровеносными сосудами, которые обеспечивают питание эмбрионального организма. Пользуясь случаем, мы можем сделать несколько общих замечаний о первом кровообращении в эмбрионе и его центральном органе - сердце. Первые кровеносные сосуды, сердце и сама первая кровь образуются из слоя кишечной клетчатки. Поэтому ранние эмбриологи называли его "сосудистым слоем". В определенном смысле этот термин вполне корректен. Но не следует понимать его так, будто все кровеносные сосуды в организме происходят из этого слоя, или будто весь этот слой занят только образованием кровеносных сосудов. Ни одно из этих предположений не верно. Кровеносные сосуды могут образовываться самостоятельно и в других частях, особенно в различных продуктах кожно-волокнистого слоя.

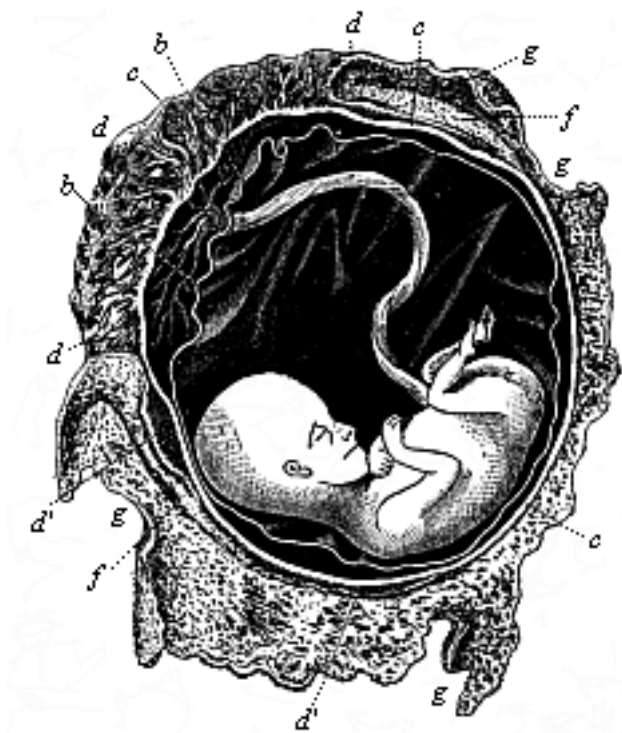


Рис. 199 - **Плод человека в возрасте двенадцати недель с его оболочками.** Пуповина идет от пупка к плаценте. *б* амнион, *в* хорион, *г* плацента, *д* апостроф, реликты ворсин на гладком хорионе, *е* внутренняя или рефлекторная децидуа, *ж* наружная или истинная децидуа. (Из *Б. Шульце.*)

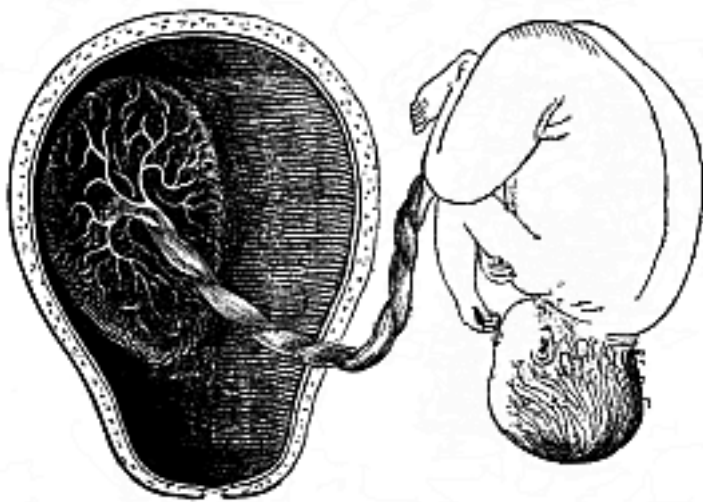


Рис. 200-Зрелый **плод человека** (в конце беременности, в естественном положении, извлеченный из полости матки). На внутренней поверхности последнего (слева) находится плацента, связанная пуповиной с пупком ребенка. (Из *Бернхарда Шульце.*)

Первые кровеносные сосуды зародыша млекопитающих мы уже рассматривали ранее, а развитие сердца мы изучим во втором томе.

У всех позвоночных оно сначала находится в брюшной стенке передней кишки, или в брюшной (или сердечной) брыжейке, которой оно на некоторое время соединено со стенкой тела. Но вскоре он отделяется от места своего происхождения и свободно лежит в полости сердца. Некоторое время она еще связана с первой тонкой пластинкой мезокарда. Затем

она лежит совершенно свободно в сердечной полости и непосредственно связана со стенкой кишечника только сосудами, которые выходят из нее.

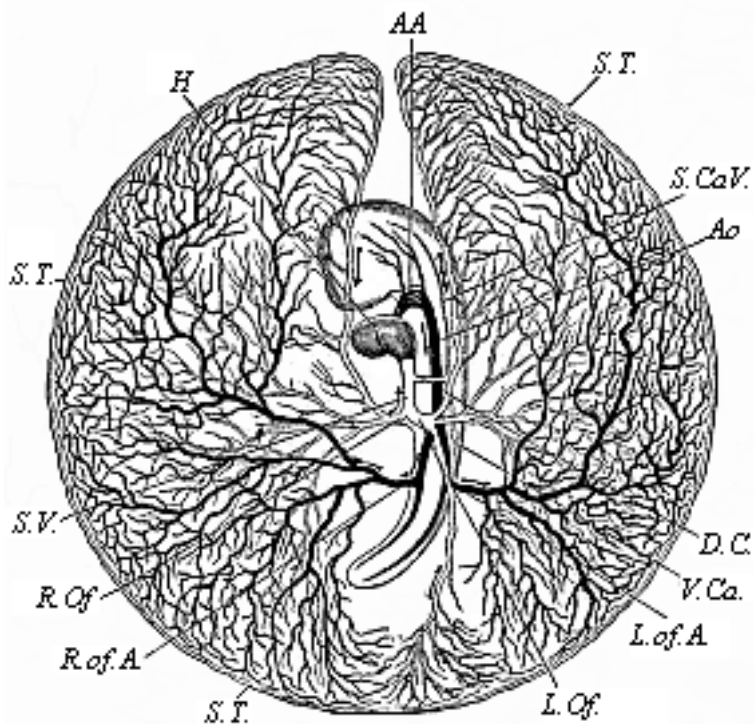


Рис. 201 - Вителлиновые **сосуды в зародышевой зоне эмбриона цыпленка** в конце третьего дня инкубации. (Из Бальфура.) Отделенная зародышевая зона видна с вентральной стороны: артерии темные, вены светлые. *H* сердце, *AA* аортальные арки, *Ao* аорта, *R.of.A* правая омфало-брыжеечная артерия, *S.T.* sinus terminalis, *L.Of* и *R.Of* правая и левая омфало-брыжеечные вены, *S.V.* sinus venosus, *D.C.* ductus Cuvieri, *S.Ca.V.* и *V.Ca.* передняя и задняя кардинальные вены.

Передний конец веретенообразной трубки, которая вскоре изгибается в S-образную форму (рис. 1.202), делится на правую и левую ветви. Эти трубки дугообразно изгибаются вверх и представляют собой первые дуги аорты. Они поднимаются в стенке передней кишки, которую они в некотором смысле окружают, а затем соединяются выше, в верхней стенке передней кишки, образуя большую единую артерию, которая идет назад сразу под хордой и называется аортой (рис. 201 *Ao*). Первая пара аортальных дуг поднимается на внутреннюю стенку первой пары жаберных дуг и лежит между первой жаберной дугой (*k*) и передней кишкой (*d*), как мы и находим их на протяжении всей жизни рыб. Единая аорта, образующаяся в результате соединения этих двух первых сосудистых дуг, сразу же делится на две параллельные ветви, которые идут назад по обе стороны от хорды. Это примитивные аорты, о которых мы уже упоминали; их также называют задними позвоночными артериями. От этих двух артерий отходят с каждой стороны, сзади, под прямым углом, четыре или пять ветвей, которые идут от эмбрионального тела к зародышевой области; они называются омфало-брыжеечными или вителлиновыми артериями. Они представляют собой первое начало фетального кровообращения. Таким образом, первые кровеносные сосуды проходят через тело эмбриона и достигают края зародышевой области. Сначала они ограничены темной или "сосудистой" зоной. Но затем они распространяются по всей поверхности зародышевого пузырька. В итоге вся желточница покрыта сосудистой сетью. Эти сосуды должны собирать пищу из содержимого желточного мешка и доставлять ее в тело зародыша. Для этого служат вены, которые идут сначала от зародышевой области, а затем от

желточного мешка к дальнему концу сердца. Они называются вителлиновыми, или, чаще, омфало-брыжеечными, венами.

Эти сосуды естественным образом атрофируются с дегенерацией пупочного пузыря, и вителлиновое кровообращение заменяется вторым, аллантаисным. Крупные кровеносные сосуды развиваются в стенке мочевого мешка или аллантаиса, как и раньше, из слоя кишечной клетчатки. Эти сосуды становятся все крупнее и крупнее и очень тесно связаны с сосудами, развивающимися в теле самого зародыша. Таким образом, вторичное, аллантаидное кровообращение постепенно занимает место первоначального вителлинового кровообращения. Когда аллантаис прикрепляется к внутренней стенке хориона и превращается в плаценту, только ее кровеносные сосуды обеспечивают питание эмбриона. Они называются пупочными сосудами и изначально являются двойными - пара пупочных артерий и пара пупочных вен. Две пупочные вены (рис. 183 *и*), которые доставляют кровь от плаценты к сердцу, сначала открывают его в объединенные вителлиновые вены. Затем они исчезают, и правая пупочная вена уходит вместе с ними, так что остаются одна большая вена, левая пупочная вена, проводит всю кровь от плаценты к сердцу эмбриона. Две артерии аллантаиса, или пупочные артерии (рис. 183 *н*, 184 *н*), - это всего лишь конечные окончания примитивных аорт, которые впоследствии сильно развиваются. Такое пупочное кровообращение сохраняется до тех пор, пока не закончатся девять месяцев эмбриональной жизни, и человеческий эмбрион не вступит в мир как самостоятельная личность. Пуповина (рис. 196 *а*), в которой эти крупные кровеносные сосуды проходят от эмбриона к плаценте, отходит вместе с последней в послеродовом периоде, и с использованием легких начинается совершенно новая форма кровообращения, которая ограничивается телом младенца.

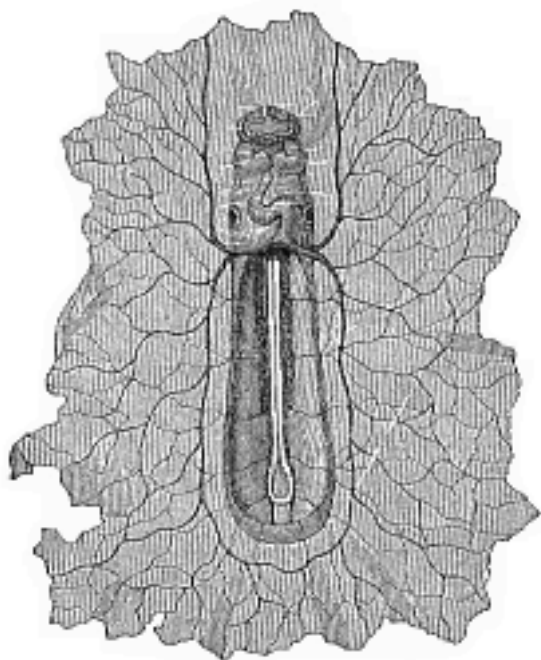


Рис. 202-Боатообразный **эмбрион собаки**, с брюшной стороны, увеличенный. Спереди под лбом видна первая пара жаберных дуг; под ними находится S-образное сердце, по бокам которого расположены слуховые пузырьки. Сзади сердце делится на две вителлиновые вены, которые расширяются в зародышевой области (которая разорвана по всему периметру). На дне открытого брюшка между протовертебрами лежат примитивные аорты, от которых отходят пять пар вителлиновых артерий. (Из Бишоффа.)

Большое филогенетическое значение имеет то полное согласие, которое мы находим между человеком и антропоидными обезьянами в этих важных особенностях эмбрионального кровообращения, а также в особом строении плаценты и пуповины. Из этого следует сделать вывод о тесном кровном родстве человека и антропоморфных обезьян - их общем происхождении от одной и той же вымершей группы низших приматов. Принцип Хаксли "питекантропа" применим к этим онтогенетическим особенностям в той же мере, что и к любым другим морфологическим отношениям: "Различия в строении любой части тела между человеком и антропоидными обезьянами меньше, чем между последними и низшими обезьянами".

Этот важный хакслианский закон, главным следствием которого является "происхождение человека от обезьяны", в последнее время получил интересное и неожиданное подтверждение со стороны экспериментальной физиологии крови. Эксперименты Ганса Фриденделя в Берлине показали, что человеческая кровь, смешанная с кровью низших обезьян, оказывает на последних отравляющее действие; сыворотка одной из них разрушает кровяные тельца другой. Но этого не происходит, когда человеческая кровь смешивается с кровью антропоидной обезьяны. Поскольку из многих других экспериментов мы знаем, что смешение двух разных видов крови возможно без вреда только в случае двух близкородственных животных одного семейства, у нас есть еще одно доказательство тесного кровного родства, в прямом смысле этого слова, человека и антропоидной обезьяны.



Рис. 203 - Лар, или **белорукий гиббон** (*Hylobates lar* или *albimanus*), с материковой части Индии (Из Брема).



Рис. 204-Молодой **оранг** (*Satyrus orang*), спит.

Существующие антропоидные обезьяны - это лишь небольшой остаток большого семейства восточных обезьян (или *Catarrhinæ*), от которых человек произошел примерно в конце третичного периода. Они делятся на две географические группы - азиатских и африканских антропоидов. В каждой группе можно выделить два рода. Самый древний из этих четырех родов - гиббон *Hylobates* (рис. 203); в Ост-Индии его насчитывается от восьми до двенадцати видов. Я наблюдал четыре из них во время моего путешествия по Ост-Индии (1901), и один экземпляр пепельносерого гиббона (*Hylobates leuciscus*) несколько месяцев жил в саду моего дома на Яве. Я описал интересные повадки этой обезьяны (рассматриваемой малайцами как дикий потомок людей, сбившихся с пути) в моем "*Малайском сборнике*" (*Reisebriefen*) (глава xi). Психологически он очень похож на детей моих малайских хозяев, с которыми он играл и завязал очень тесную дружбу.

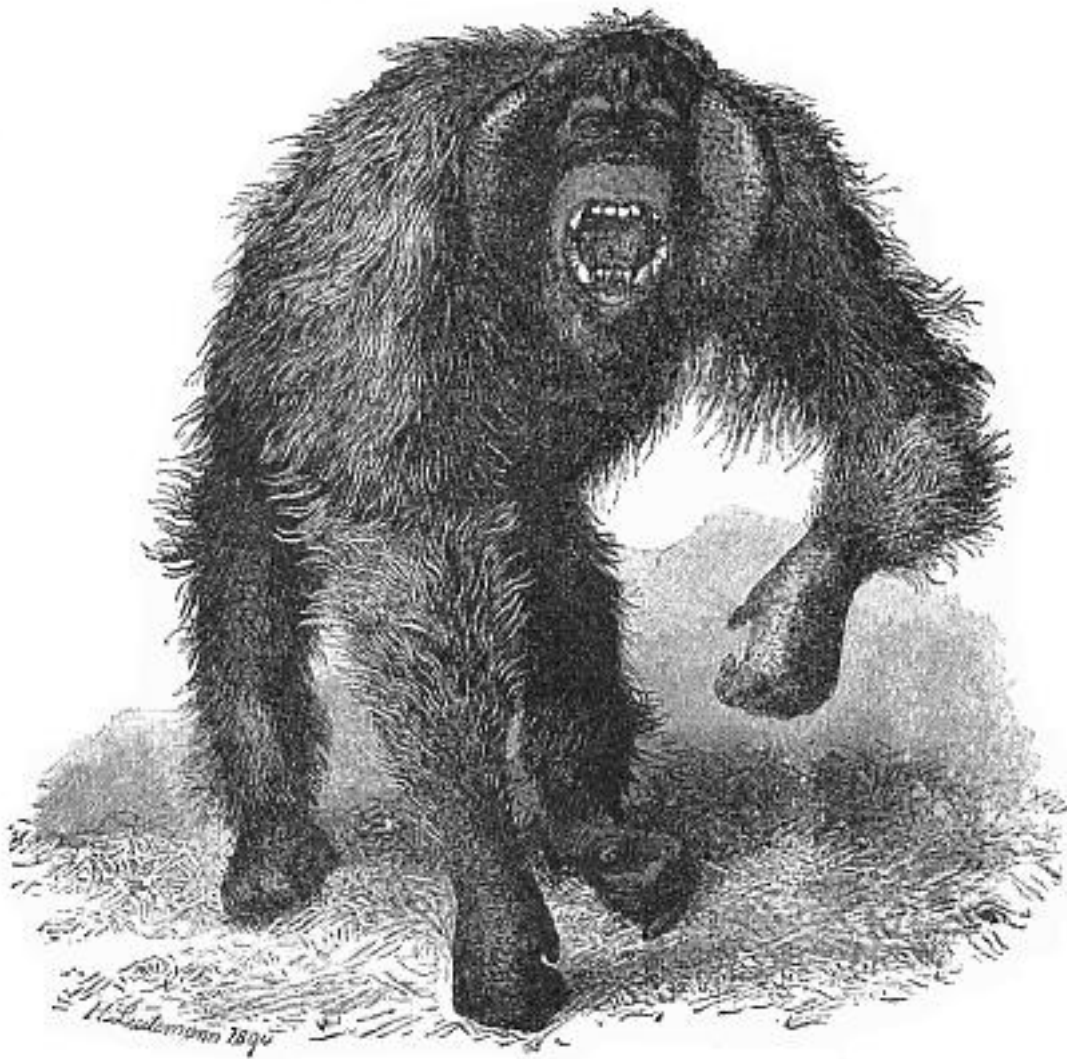


Рис. 205 - Дикий **оранг** (*Dyssatyrus auritus*). (Из Р. Фука и Лейтманна).

Второй, более крупный и сильный, род азиатских антропоидных обезьян - оранг (*Satyrus*); в настоящее время он встречается только на островах Борнео и Суматра. Селенка, опубликовавший очень тщательное *исследование развития и строения черепа антропоидных обезьян* (1899), выделяет десять рас оранга, которые, однако, могут рассматриваться и как "местные разновидности или виды". Они делятся на два подрода или рода: одна группа, *Dyssatyrus* (оранг-бентанг, рис. 205), отличается силой конечностей и образованием очень своеобразных и рельефных щечных подушечек у пожилых самцов; они отсутствуют у другой группы, обычного оранга-аутанга (*Eusatyrus*).

В двух родах черных африканских антропоидных обезьян (шимпанзе и горилла) недавно было выделено несколько видов. В роде *Anthropithecus* (или *Anthropopithecus*, ранее *Troglodytes*) лысоголовый шимпанзе *A. calvus* (рис. 206) и гориллоподобный *A. mafusa* очень разительно отличаются от обычного *Anthropithecus niger* (рис. 207) не только размерами и пропорциями многих частей тела, но и своеобразной формой головы, особенно ушей и губ, а также волосами и цветом. Споры о том, являются ли эти различные формы шимпанзе и оранга "просто местными разновидностями" или "настоящими видами", до сих пор не утихают, поскольку во всех подобных спорах классификаторов полностью отсутствует четкое представление о том, что такое вид на самом деле.

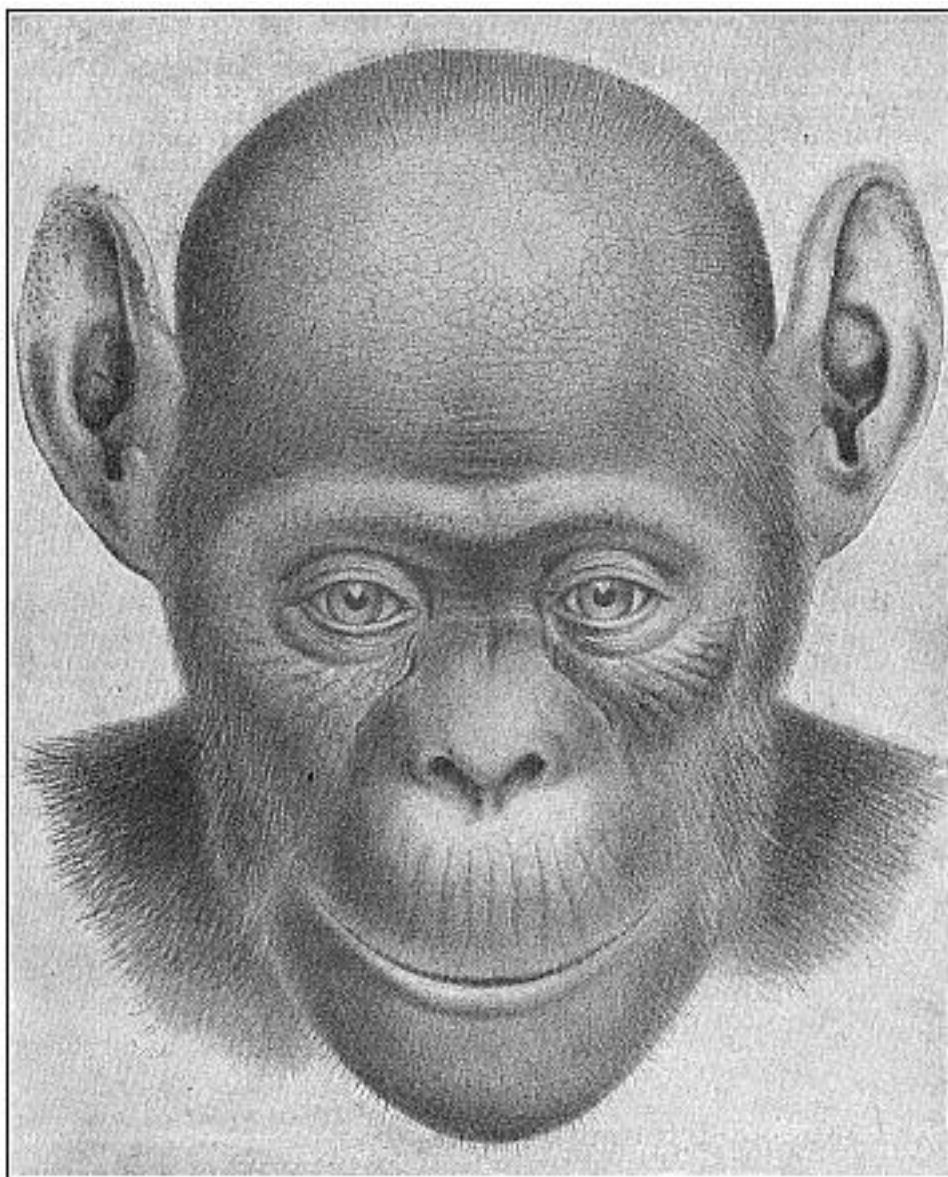


Рис. 206 - **Лысоголовый шимпанзе** (*Anthropithecus calvus*). Самка. Этот свежий вид, описанный Фрэнком Беддардом в 1897 году как *Troglodytes calvus*, значительно отличается от обычного *A. niger* (рис. 207) строением головы, окраской и отсутствием волос на отдельных участках.

Из самых крупных и известных антропоидных обезьян, горилл, Пашен недавно обнаружил во внутренних районах Камеруна гигантскую форму, которая, по-видимому, отличается от обычного вида (*Gorilla gina* Рис. 208) не только необычными размерами и силой, но и особым строением черепа. Длина этой гигантской гориллы (*Gorilla gigas*, рис. 209) составляет шесть футов восемь дюймов; размах ее огромных рук - около девяти футов; ее мощная грудь вдвое шире, чем у сильного человека.



Рис. 207 - Самка **шимпанзе** (*Anthropithecus niger*). (Из Брема.)

Все строение этой огромной антропоидной обезьяны не просто очень похоже на строение человека, оно практически такое же. "Те же 200 костей, расположенных одинаковым образом, образуют наш внутренний скелет; те же 300 мышц обеспечивают наши движения; те же волосы покрывают нашу кожу; те же группы ганглиозных клеток составляют хитроумный механизм нашего мозга; то же четырехкамерное сердце является центральным насосом нашего кровообращения". Реально существующие различия в форме и размерах различных частей объясняются различиями в их росте, обусловленными адаптацией к различным жизненным привычкам и неравномерным использованием различных органов. Это само по себе морфологически доказывает происхождение человека от обезьяны. Мы вернемся к этому вопросу в главе XXIII. Но я хотел уже сейчас указать на это важное решение "вопроса вопросов", потому что то соглашение в формировании эмбриональных оболочек и в циркуляции плода, которое я описал, представляет собой особенно весомое доказательство этого. Оно тем более поучительно, что даже ценогенетические структуры при определенных обстоятельствах могут иметь высокую филогенетическую ценность. В сочетании с другими фактами это является ярким подтверждением нашего биогенетического закона.

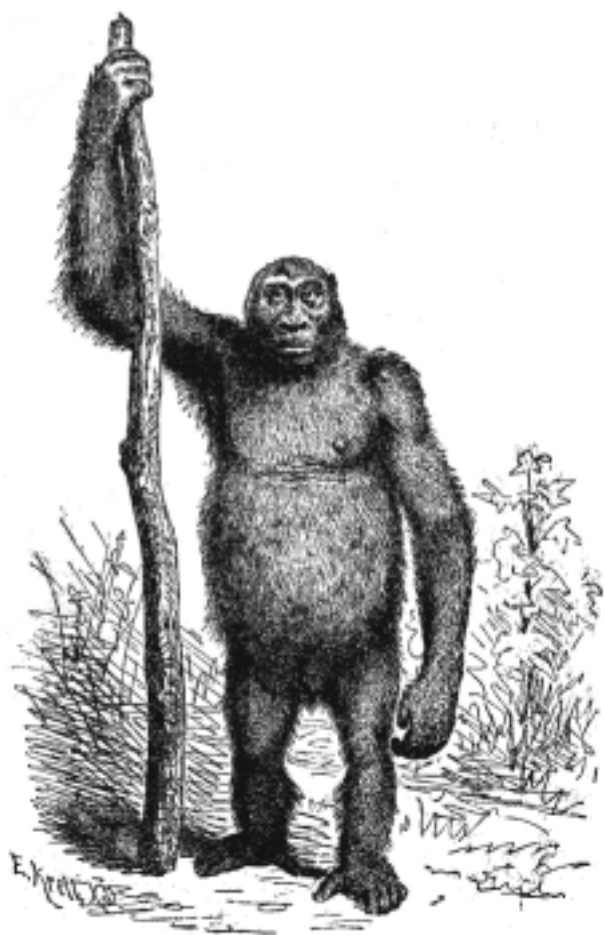


Рис. 208 - Самка **гориллы** (из Брема).

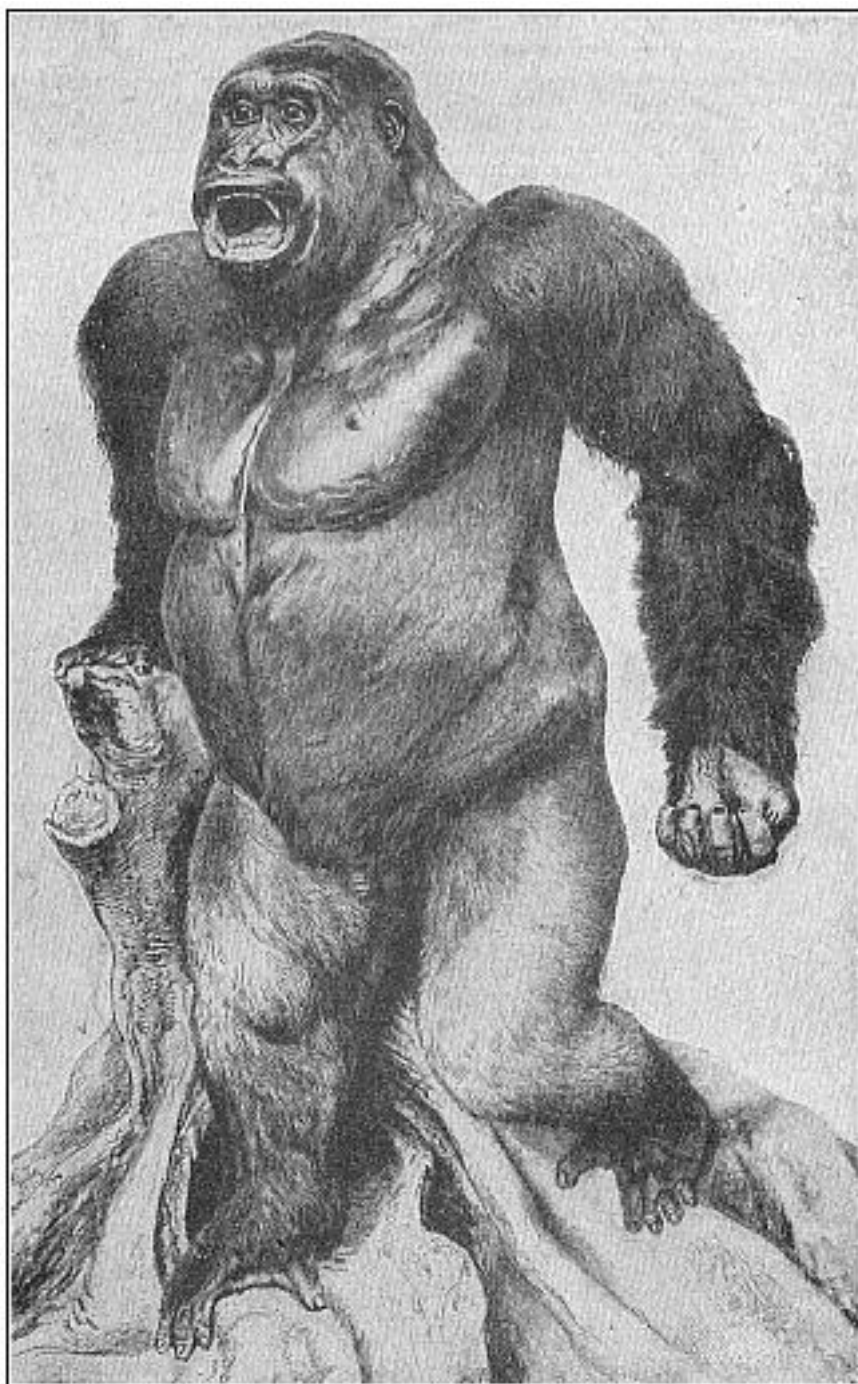


Рис. 209 - Самец **гигантской гориллы** (*Gorilla gigas*), из Яунде, во внутренних районах Камеруна. Убит Г. Пашеном, чучело сделано Умлауфом.

Глава XVI.

СТРОЕНИЕ ЛАНЦЕТНИКА И МОРСКОЙ КОСАТКИ

Переходя от эмбриологии к филогении человека - от развития индивида к развитию вида - мы должны помнить о прямой причинно-следственной связи, существующей между этими двумя основными отраслями науки об эволюции человека. Эта важная причинно-следственная связь находит свое простейшее выражение в "фундаментальном законе органического развития", содержание и сущность которого мы подробно рассмотрели в первой главе. Согласно этому биогенетическому закону, онтогенез представляет собой краткое и сжатое повторение филогенеза. Если бы это сжатое воспроизведение было

полным во всех случаях, было бы очень легко построить всю историю эволюции на эмбриональной основе. Когда мы хотели бы узнать предков любого высшего организма, а значит, и человека, чтобы понять, из каких форм развилась раса в целом, мы должны были бы просто проследить ряд форм в развитии индивидуума из яйцеклетки; тогда мы могли бы рассматривать каждую из последующих форм как представителя вымершей предковой формы. Однако такое прямое применение онтогенетических фактов к филогенетическим идеям возможно, без ограничений, лишь в очень небольшой части животного царства. Есть, правда, еще ряд низших беспозвоночных (например, некоторые из *Zoophyta* и *Vermalia*), у которых мы вправе сразу признать каждую эмбриональную форму историческим воспроизведением, или, так сказать, силуэтом, вымершего предка. Но в подавляющем большинстве животных и в случае с человеком это невозможно, поскольку сами эмбриональные формы были изменены в результате изменения условий существования и в той или иной степени утратили свой первоначальный характер. За неизмеримый ход органической истории, за многие миллионы лет, в течение которых жизнь развивалась на нашей планете, вторичные изменения эмбриональных форм произошли у большинства животных. Молодые особи (не только отделившиеся личинки, но и эмбрионы, заключенные в утробе матери) могут изменяться под влиянием окружающей среды так же, как и зрелые организмы - в результате приспособления к условиям жизни; даже виды изменяются в процессе эмбрионального развития. Более того, для всех высших организмов (и это преимущество тем больше, чем более развитыми они являются) выгодно сокращать и упрощать первоначальный ход развития и тем самым стирать следы своих предков. Чем выше в животном царстве находится отдельный организм, тем менее полно он воспроизводит в своем эмбриональном развитии ряд своих предков, по причинам, которые пока известны нам лишь отчасти. Этот факт легко доказать, сравнив различные варианты развития высших и низших животных в одном стебле.

Для того чтобы оценить эту важную особенность, мы распределили эмбриологические явления на две группы - *палингенетические* и *ценогенетические*. Под палингенезом мы считаем те факты эмбриологии, которые мы можем непосредственно рассматривать как точный синопсис соответствующей истории стебля. Под кеногенезом мы понимаем те эмбриональные процессы, которые мы не можем прямо соотнести с соответствующими эволюционными процессами, но должны рассматривать как их модификации или фальсификации. При таком тщательном разграничении палингенетических и кеногенетических явлений наш биогенетический закон принимает следующую более точную форму: "Быстрое и краткое развитие особи (онтогенез) - это сжатый синопсис долгой и медленной истории ствола (филогенез): этот синопсис тем вернее и полнее, чем больше исходных черт было сохранено наследственностью, а модификации не были внесены адаптацией.

Чтобы правильно различать палингенетические и ценогенетические явления в эмбриологии и делать обоснованные выводы в связи с историей стебля, мы должны в первую очередь провести сравнительное исследование первых. Для этого лучше всего использовать методы, которые уже давно применяются геологами для установления последовательности смены осадочных пород в земной коре. Эта твердая кора, которая окружает светящуюся центральную массу, как тонкая оболочка, состоит из различных пород: во-первых, вулканических, которые образовались непосредственно при охлаждении на поверхности расплавленной массы земли; во-вторых, осадочных, которые образовались из первых под действием воды и лежат последовательными пластами на дне моря. Каждый из этих осадочных слоев сначала представлял собой мягкий слой ила, но в течение тысячелетий он сгустился в твердую каменную массу (песчаник, известняк, мергель и т. д.) и в то же время

надолго сохранил твердые и нетленные тела, которые случайно попали в мягкий ил. Среди этих тел, которые либо окаменели, либо оставили характерные отпечатки своих форм в мягкой слизи, особенно выделяются твердые части животных и растений, которые жили и умирали во время отложения слизистых пластов.

Таким образом, каждый из осадочных слоев имеет свои характерные окаменелости - останки животных и растений, живших в тот или иной период истории Земли. При сравнительном изучении этих пластов мы можем охватить всю серию таких периодов. Все геологи сходятся во мнении, что мы можем продемонстрировать определенную историческую последовательность в пластах, и что самые нижние из них были отложены в очень отдаленные, а самые верхние - в сравнительно недавние времена. Однако на Земле нет ни одной части, где бы мы не обнаружили полный или хотя бы приблизительно полный ряд пластов. Обычно приводимая в геологии последовательность пластов и соответствующих исторических периодов представляет собой идеальную конструкцию, образованную путем сложения воедино различных частичных открытий последовательности пластов, сделанных в различных точках земной поверхности (см. главу XVIII).

Мы должны действовать подобным образом при построении филогении человека. Мы должны попытаться собрать достаточно полную картину череды наших предков из различных филогенетических фрагментов, которые мы находим в разных группах животного царства. Мы увидим, что у нас действительно есть возможность составить приблизительную картину эволюции человека и млекопитающих путем правильного сравнения эмбриологии очень разных животных - картину, которую мы никогда не смогли бы составить на основе одного только онтогенеза млекопитающих. В результате вышеупомянутых кеногенетических процессов - нарушения и ограничения наследственности - в эмбриональном развитии человека и других млекопитающих, особенно в самые ранние периоды, выпали целые серии низших стадий или были фальсифицированы путем модификации. Но мы находим эти низшие стадии в их первоначальной чистоте у низших позвоночных и их беспозвоночных предков. Особенно у самого низшего из всех позвоночных, ланцетника или амфиокса, мы имеем древнейшие стволовые формы, полностью сохранившиеся в эмбриональном развитии. Важные свидетельства мы находим и у рыб, которые стоят между низшими и высшими позвоночными и проливают дополнительный свет на ход эволюции в определенные периоды. Следом за рыбами идут амфибии, из эмбриологии которых мы также можем сделать поучительные выводы. Они представляют собой переход к высшим позвоночным, у которых средние и более древние стадии развития предков были либо искажены, либо свернуты, но у которых в онтогенезе хорошо сохранились более поздние стадии филогенетического процесса. Таким образом, мы можем составить достаточно полное представление о прошлом развитии предков человека в пределах позвоночного ствола, собрав воедино и сравнив эмбриологическое развитие различных групп позвоночных. А если опуститься ниже самых низших позвоночных и сравнить их эмбриологию с эмбриологией их беспозвоночных родственников, мы сможем проследить генеалогическое древо наших животных предков гораздо дальше, вплоть до самых низших групп животных.

Вступая на неясные тропы этого филогенетического лабиринта, цепляясь за нить Ариадны биогенетического закона и руководствуясь светом сравнительной анатомии, мы сначала, в соответствии с принятыми нами методами, обнаружим и упорядочим те фрагменты из многообразного эмбрионального развития самых разных животных, из которых можно составить историю человека. Я хотел бы обратить особое внимание на то, что мы можем использовать этот метод с той же уверенностью и правом, что и геолог. Ни один геолог

никогда не имел зрительного доказательства того, что огромные породы, составляющие наши каменноугольные, юрские или меловые толщи, действительно были отложены в воде. Однако никто не сомневается в этом факте. Более того, ни один геолог никогда не выяснил путем непосредственного наблюдения, что эти различные осадочные формации откладывались в определенном порядке; тем не менее все согласны с этим порядком. Это происходит потому, что природа и происхождение этих пород не могут быть рационально поняты, если мы не предположим, что они были отложены именно так. Эти гипотезы повсеместно принимаются как безопасные и необходимые "геологические теории", потому что только они дают рациональное объяснение пластов.

Наши эволюционные гипотезы могут претендовать на такую же ценность по тем же причинам. Формулируя их, мы действуем на основе тех же индуктивных и дедуктивных методов и почти с той же уверенностью, что и геолог. Мы считаем их верными и претендуем на статус "биологических теорий", потому что без них мы не сможем понять природу и происхождение человека и других организмов, и потому что только они удовлетворяют нашу потребность в знании причин. И как геологические гипотезы, которые в начале девятнадцатого века высмеивались как мечты, теперь получили всеобщее признание, так и наши филогенетические гипотезы, которые в некоторых кругах все еще считаются фантастическими, рано или поздно получат всеобщее признание. Правда, как вскоре выяснится, наша задача не так проста, как задача геолога. Она настолько же сложнее и труднее, насколько организация человека сложнее структуры горных пород.

Когда мы подходим к этой задаче, то находим вспомогательное средство чрезвычайной важности в сравнительной анатомии и эмбриологии двух низших форм животных. Одна из них - ланцетник (*Amphioxus*), другая - морская косатка (*Ascidia*). Оба этих животных очень поучительны. Оба они находятся на границе между двумя главными отделами животного царства - позвоночными и беспозвоночными. К позвоночным относятся уже упомянутые классы, от амфиокса до человека (акрании, миноги, рыбы, двустворчатые моллюски, амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие). Следуя примеру Ламарка, принято объединять всех остальных животных под названием беспозвоночные. Но, как я уже неоднократно упоминал, эта группа состоит из множества совершенно разных стеблей. Из них нас сейчас не интересуют иглокожие, моллюски и членистоногие, поскольку они являются самостоятельными ветвями животного дерева и не имеют ничего общего с позвоночными. С другой стороны, нас очень волнует интересная группа, которая была тщательно изучена совсем недавно и которая имеет самое важное отношение к предковому дереву позвоночных. Это стебель Tunicates. Один из представителей этой группы, морская косатка, по своему внутреннему строению и эмбриональному развитию очень близко подходит к низшему позвоночному - амфиоксу. До 1866 года никто не имел представления о тесной связи этих, казалось бы, совершенно разных животных; очень удачно, что эмбриология этих родственных форм была открыта именно в то время, когда на первый план вышел вопрос о происхождении позвоночных от беспозвоночных. Чтобы правильно понять его, мы должны сначала рассмотреть этих замечательных животных в их полностью развитых формах и сравнить их анатомию.

Начнем с ланцетника - после человека самого важного и интересного из всех животных. Человек находится на самой высокой вершине, а ланцетник - на самом низком корне позвоночного стебля.

Он обитает на плоских песчаных участках средиземноморского побережья, частично зарываясь в песок, и, по-видимому, встречается во многих морях. ^[28]Его находили в Северном море (у британского и скандинавского побережий и на Гелиголанде), а также в различных

местах Средиземного моря (например, в Ницце, Неаполе и Мессине). Он также встречается у берегов Бразилии и в самых отдаленных частях Тихого океана (побережье Перу, Борнео, Китая, Австралии и т.д.). В последнее время было определено от восьми до десяти видов амфиокса, объединенных в два или три рода.

[28] См. обширную монографию Артура Уиллея *"Амфиокс и происхождение позвоночных"*; Бостон, 1894.

Иоганн Мюллер относил ланцетника к рыбам, хотя и отмечал, что различия между этим простым позвоночным и низшими рыбами гораздо больше, чем между рыбами и амфибиями. Но это далеко не всегда отражало истинное значение животного. Мы можем с уверенностью утверждать следующий принцип: амфиокс отличается от рыб больше, чем рыбы от человека и других позвоночных. Собственно говоря, он настолько отличается от всех остальных позвоночных по всей своей организации, что законы логической классификации заставляют нас выделить два отдела этого стебля: 1, Acrania (Amphioxus и его вымершие родственники); и 2, Craniota (человек и другие позвоночные). В первый, низший отдел входят позвоночные, у которых нет позвонков и черепа (*cranium*). Из них единственными ныне живущими представителями являются Amphioxus и Paramphioxus, хотя в ранний период истории Земли, вероятно, существовало множество различных видов.

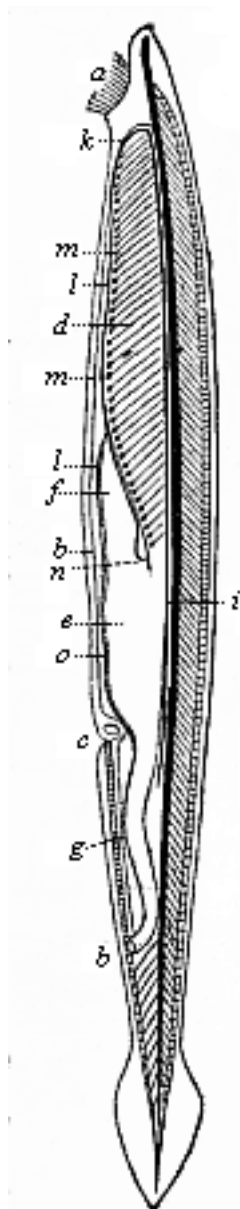


Fig. 210

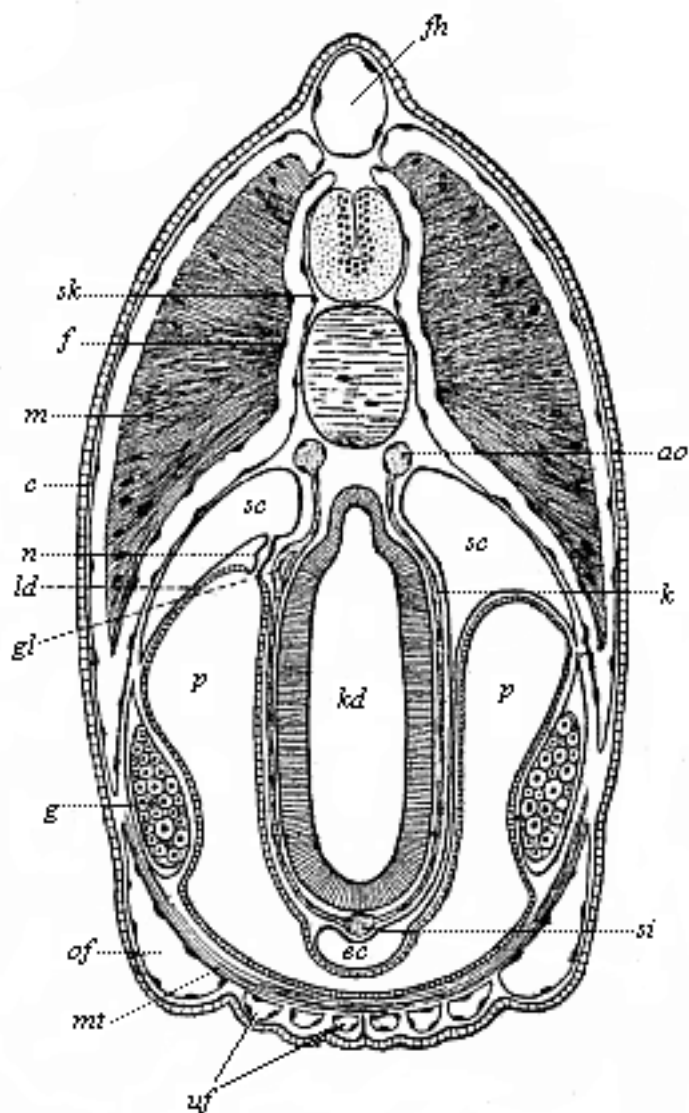


Fig. 211

Рис. 210 - **Ланцетник** (*Amphioxus lanceolatus*), вид слева. Длинная ось вертикальна; ротовой конец вверх, хвостовой конец вниз; *a* рот, окруженный нитями бороды; *b* анус, с жаберное отверстие (*porus branchialis*), *d* жаберная щель, *e* желудок, *f* печень, *g* тонкая кишка, *h* ветвистая полость, *i* хорда (осевой стержень), под ней аорта; *k* дуги аорты, *l* ствол ветвистой артерии, *m* выпуклости на ее ветвях, *n* полая вена, *o* висцеральная вена.

Рис. 211 - Поперечный **разрез головы амфиокса**. (Из Бовери.) Над бранхиальным кишечником (*kd*) находится хорда, над ней - нервная трубка (в которой можно различить внутреннее серое и наружное белое вещество); выше - спинной плавник (*fh*). Справа и слева вверх (в эписоме) находятся толстые мышечные пластинки (*m*); внизу (в гипосоме) - гонады (*g*). *ao* аорта (здесь двойная), *c* кориум, *ec* эндостиль, *f* фасции, *gl* гломерулы почек, *k* ветвистый сосуд, *ld* перегородка между *sc* и предсердием (*p*), *mt* поперечная брюшная мышца, *n* почечные каналы, из верхних и *uf* нижние каналы в мантийных складках, *p* перибранхиальная полость, (предсердие), *sc* *coeloma* (субхордальная полость тела), *si* главная (или подкишечная) вена, *sk* *perichorda* (скелетный слой).

Напротив *Acrania* находится второй отдел позвоночных, в который входят все остальные члены стебля, начиная с рыб и заканчивая человеком. Все эти позвоночные имеют голову,

совершенно отличную от туловища, с черепом (*черепной коробкой*) и мозгом; у всех есть централизованное сердце, полностью сформированные почки и т. д. Поэтому их называют *краниотами*. Однако в раннем периоде развития эти краниоты не имеют черепа. Как мы уже знаем из эмбриологии, даже человек, как и любое другое млекопитающее, проходит в своем развитии через важную стадию, которую мы называем хордулой; на этой низшей стадии у животного нет ни позвонков, ни черепа, ни конечностей (рис. 83-86). И даже после начала формирования примитивных позвонков сегментированный плод амниот еще долгое время имеет простую форму лирообразного диска или сандалии, без конечностей и конечностей. Сравнивая это эмбриональное состояние, сандалообразный фетус, с развитым ланцетником, можно сказать, что амфиокс в определенном смысле является постоянным сандалообразным эмбрионом, или постоянной эмбриональной формой *Acrania*; он никогда не поднимается выше низкого уровня развития, который мы уже давно прошли.

Полностью развитый ланцетник (рис. 210) имеет длину около двух дюймов, он бесцветен или имеет светло-красный оттенок, а по форме напоминает узкий ланцетовидный лист. Тело заострено на обоих концах, но сильно сжато с боков. Конечности отсутствуют. Внешняя кожа очень тонкая и нежная, голая, прозрачная, состоит из двух слоев - простого внешнего слоя клеток, эпидермиса, и тонкого подстилающего кутикулярного слоя. Вдоль средней линии спины проходит узкая плавниковая бахрома, которая сзади расширяется в овальный хвостовой плавник, а внизу продолжается в короткий анальный плавник. Плавники поддерживаются рядом квадратных эластичных плавниковых пластинок.

В середине тела находится тонкий хрящевой стержень, который проходит по всей длине тела спереди назад и заострен на обоих концах (рис. 210 *г*). Этот прямой цилиндрический стержень (на время несколько сжатый) является осевым стержнем или *хордой* (*chorda dorsalis*); у ланцетника это единственный след позвоночного столба. Дальше хорда не развивается, но сохраняет свою первоначальную простоту на протяжении всей жизни. Она окружена прочной мембраной - хордальной оболочкой или *перихордой*. Реальные особенности этой и зависимых от нее образований лучше всего видны на поперечном разрезе амфиокса (рис. 211). Перихорда образует цилиндрическую трубку, расположенную непосредственно над хордой, и в ней заключена центральная нервная система - медуллярная трубка. Этот важный психический орган также сохраняет свою простейшую форму на протяжении всей жизни, представляя собой цилиндрическую трубку, заканчивающуюся почти одинаково гладко с обоих концов и заключающую узкий канал в своей толстой стенке. Однако передний конец немного круглее и содержит небольшое, почти незаметное луковичное выпукление канала. Это можно считать началом рудиментарного мозга. На переднем конце его находится маленькое черное пигментное пятно - зачаточный глаз, а узкий канал ведет к поверхностному органу чувств. Вблизи этого зрительного пятна с левой стороны находится небольшое реснитчатое углубление - единственный орган обоняния. Орган слуха отсутствует. Такое дефектное развитие высших органов чувств, вероятно, в основном является не изначальной особенностью, а результатом дегенерации.

Под осевым стержнем или хордой проходит очень простой пищеварительный канал - трубка, открывающаяся на вентральной стороне животного ртом спереди и анусом сзади. Овальный рот окружен хрящевым кольцом, на котором расположено от двадцати до тридцати хрящевых нитей (органы осязания, рис. 210 *а*). Пищеварительный канал делится на отделы примерно одинаковой длины сужением посередине. Передний отдел, или головная кишка, служит для дыхания, задний, или хоботковая кишка, - для пищеварения. Граница двух пищеварительных отделов совпадает с границей двух частей тела - головы и туловища.

Головной, или ветвистый, кишечник образует широкую жаберную щель, решетчатая стенка которой пронизана множеством жаберных щелей (рис. 210 d). Тонкие перекладки жаберного аппарата между расщелинами укреплены прочными параллельными стержнями, которые попарно соединены поперечными стержнями. Вода, попадающая в рот амфиокса, проходит через эти расщелины в большую окружающую ветвистую полость или *ампуум*, а затем выливается наружу через отверстие в ней - дыхательную пору (*porus branchialis*, рис. 210 в). Ниже, на вентральной стороне жаберной щели, по средней линии находится реснитчатая борозда с железистой стенкой (гипобранхиальная борозда), которая также встречается у аскидий и личинок циклостомы. Она интересна тем, что из нее развилась щитовидная железа в гортани высших позвоночных (под "адамовым яблоком").

За дыхательной частью кишечника находится пищеварительный отдел - хоботковый или печеночный (печеночный) кишечник. Мелкие частицы, которые амфиокс забирает с водой - инфузории, диатомовые водоросли, частицы разложившихся растений и животных и т. д., - попадают из жаберной щели в пищеварительную часть канала и используются в качестве пищи. От несколько расширенной части, соответствующей желудку (рис. 210 е), прямо вперед отходит длинный, похожий на мешочек слепой мешок (f); он лежит под ним с левой стороны жаберной щели и заканчивается слепо около ее середины. Это печень амфиокса, самый простой вид печени, который мы встречаем у любого позвоночного. У человека печень также развивается, как мы увидим, в форме мешочка, который образуется в пищеварительном канале позади желудка.

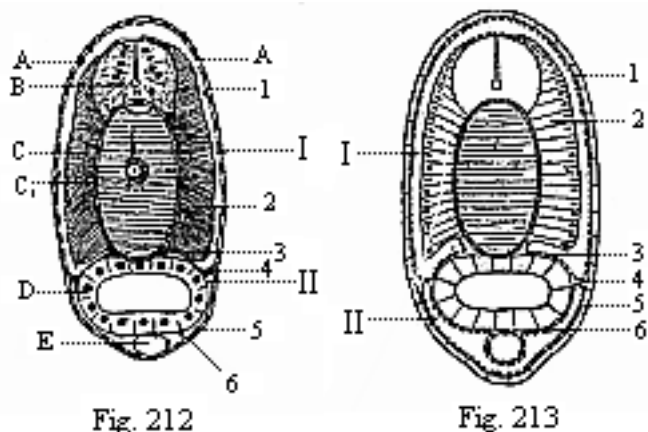


Fig. 212

Fig. 213

Рис. 212 - Поперечный **разрез личинки амфиокса** с пятью жаберными щелями через середину тела.

Рис. 213-Диаграмма **предыдущего**. (Из *Хатшека*.) А эпидермис, В медуллярная трубка, С хорда, С₁ внутренняя оболочка хорды, D висцеральный эпителий, E подкишечная вена. 1 cutis, 2 мышечная пластинка (myotome), 3 скелетная пластинка (sclerotome), 4 coeloseptum (перегородка между дорсальной и вентральной coeloma), 5 слой кожных волокон, 6 слой кишечных волокон, I myocoel (дорсальная полость тела), II splanchnocoel (вентральная полость тела).

Не менее интересно и формирование кровеносной системы у этого животного. У всех других позвоночных имеется сжатое, толстое, мешковидное сердце, развивающееся из стенки кишки в глотке, от которого отходят кровеносные сосуды; у амфиокса нет специального централизованного сердца, приводящего кровь в движение своими пульсациями. Это движение осуществляется, как и у аннелид, самими тонкими кровеносными сосудами, которые выполняют функцию сердца, сокращаясь и пульсируя по всей длине, и таким образом разгоняя бесцветную кровь по всему телу. С нижней стороны жаберной крышки, по

средней линии, проходит ствол крупного сосуда, который соответствует сердцу других позвоночных, и ствол отходящей от него ветвистой артерии; он гонит кровь в жабры (рис. 210 л). От этой ветвистой артерии с каждой стороны отходят несколько мелких сосудистых дуг, образующих в местах своего отхождения небольшие сердцевидные вздутия или *бульби́лы* (*m*); они продвигаются вдоль ветвистых дуг, между жаберными щелями и передней кишкой, и объединяются, как ветвистые вены, над жаберной щелью в большой магистральный кровеносный сосуд, который проходит под *chorda dorsalis*. Это главная артерия или примитивная аорта (рис. 214 D). Ветви, которые она отдает во все части тела, снова объединяются в более крупный венозный сосуд на нижней стороне кишечника, называемый подкишечной веной (рис. 210 о, 212 E). Этот единый главный сосуд амфиокса проходит как замкнутый круговой водовод вдоль пищеварительного канала через все тело и пульсирует по всей его длине сверху и снизу. Когда верхняя трубка сокращается, нижняя наполняется кровью, и *наоборот*. В верхней трубке кровь течет спереди назад, а в нижней - сзади наперед. Вся длинная трубка, проходящая вдоль вентральной стороны пищеварительного канала и содержащая венозную кровь, может быть названа "главной веной" и сравнима с вентральным сосудом у червей. С другой стороны, длинный прямой сосуд, который проходит вдоль дорсальной линии кишечника, между ним и хордой, и содержит артериальную кровь, явно идентичен аорте или главной артерии других позвоночных, а с другой стороны его можно сравнить с дорсальным сосудом у червей.

У амфиокса есть несколько очень важных и характерных особенностей, связанных с полостью тела - *coeloma*. Ее эмбриология очень поучительна в связи с историей возникновения полости тела у человека и других позвоночных. Как мы уже видели (глава X), у них два шейных мешка на ранней стадии разделены поперечными сужениями на двойной ряд примитивных сегментов (рис. 124), и каждый из них подразделяется лобным или боковым сужением на верхний (дорсальный) и нижний (вентральный) мешки.

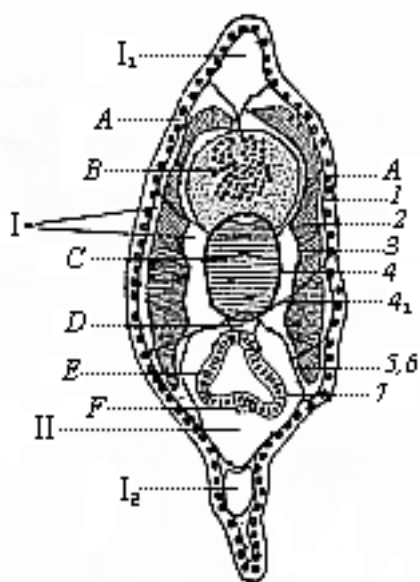


Fig. 214

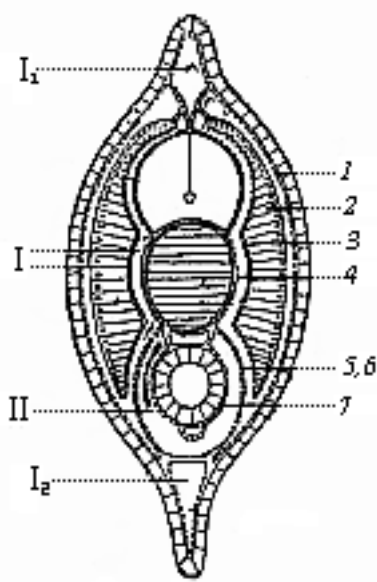


Fig. 215

Рис. 214 - Поперечный **разрез молодого амфиокса**, сразу после метаморфоза, через заднюю треть (между предсердно-желудочной полостью и анусом).

Рис. 215-Диаграмма **предшественника**. (Из Хатшека.) А эпидермис, В медуллярная трубка, С хорда, D аорта, E висцеральный эпителий, F подкишечная вена. 1 кортиевая пластинка, 2 мышечная пластинка, 3 фасциальная пластинка, 4 наружная оболочка хорды, 5 миосепт, 6

кожно-волокистая пластинка, 7 кишечнополостная пластинка, / миоцель, // спланхноцель, I_1 спинной плавник, I_2 анус-плавник).

Эти важные структуры очень хорошо видны в туловище амфиокса (последняя треть, рис. 212-215), но иначе обстоит дело в голове, в передней трети (рис. 216). Здесь мы находим ряд сложных структур, которые не могут быть поняты до тех пор, пока мы не изучим их с эмбриологической стороны в следующей главе (ср. рис. 81). Ветвистая кишка свободно лежит в просторной полости, заполненной водой, которую раньше ошибочно считали полостью тела (рис. 216 А). На самом деле этот атриум (обычно называемый перибранхиальной полостью) является вторичной структурой, образованной развитием пары боковых мантийных складок или жаберных крышек (M_1 , U). Настоящая полость тела (Lh) очень узкая и полностью закрыта, выстлана эпителием. Перибранхиальная полость (А) заполнена водой, ее стенки выстланы кожно-сенситивным слоем; она открывается наружу сзади через дыхательное отверстие (рис. 210 В).

На внутренней поверхности этих мантийных складок (M_1), в вентральной половине широкой мантийной полости (атриума), находятся половые органы амфиокса. С каждой стороны ветвистой кишки находится от двадцати до тридцати округлых четырехугольных мешочков, которые хорошо видны невооруженным глазом, так как просвечивают сквозь тонкую прозрачную стенку тела. Эти мешочки являются половыми железами, они одинакового размера и формы у обоих полов, различаясь только содержимым. У самки они содержат некоторое количество простых яйцеклеток (рис. 219 Г), у самца - множество гораздо более мелких клеток, которые превращаются в подвижные реснитчатые клетки (сперматозоиды). Оба мешочка лежат на внутренней стенке предсердия и не имеют специальных отверстий. Когда яйцеклетки самки и сперматозоиды самца созревают, они попадают в предсердие, проходят через жаберные щели в переднюю кишку и выбрасываются через рот.

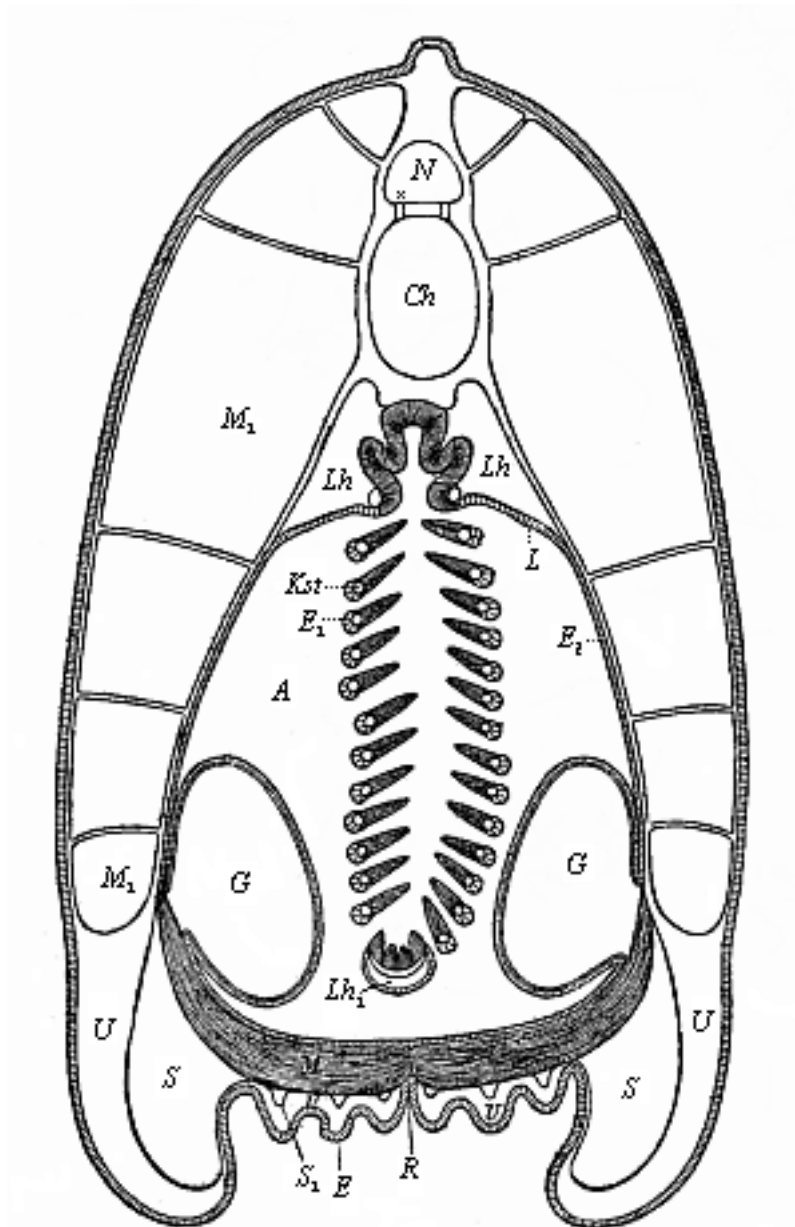


Рис. 216 - Поперечный **разрез ланцетника**, в передней половине. (По *Ральфу*.) Наружный покров - простой клеточный слой эпидермиса (*E*). Под ним находится тонкий кориум, подкожная клетчатка которого утолщена; от нее идут соединительнотканые перегородки между мышцами (*M*₁) и к хордальной оболочке. (*N* медуллярная трубка, *Ch* хорда, *Lh* полость тела, *A* предсердие, *L* верхняя стенка его, *E*₁ внутренняя стенка, *E*₂ наружная стенка, *Lh*₁ вентральный остаток его, *Kst* жаберные крышки, *M* вентральные мышцы, *R* шов соединения вентральных складок (жаберных крышек), *G* половые железы.

Над половыми железами, у дорсального угла предсердия, находятся почки. Эти важные выделительные органы долгое время не удавалось обнаружить у амфиокса из-за их удаленного расположения и малого размера; они были открыты в 1890 году Теодором Бовери (рис. 217 х). Они представляют собой короткие сегментированные каналы, соответствующие примитивным почкам других позвоночных (рис. 218 В). Их внутреннее отверстие (рис. 217 В) открывается в полость тела, а наружное - в предсердие (С). Прореналовые каналы лежат посередине линии головы, отходя от самого верхнего участка жаберных дуг, и имеют важное отношение к ветвистым сосудам (*H*). По этой причине и по всему своему устройству примитивные почки *Amphioxus* ясно показывают, что они эквивалентны проренальным

каналам Craniotes (рис. 218 В). Проренальный проток последних (рис. 218 С) соответствует ветвистой полости или атриуму первых (рис. 217 В).

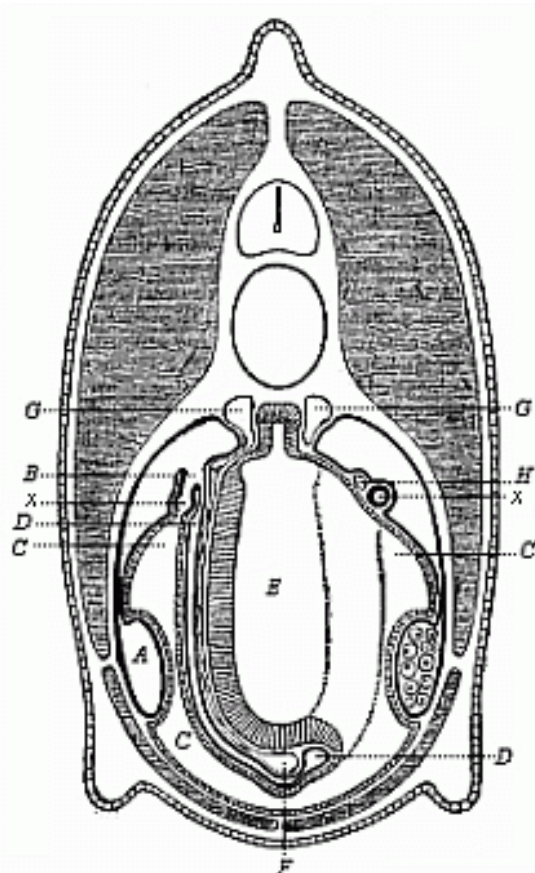


Fig. 217

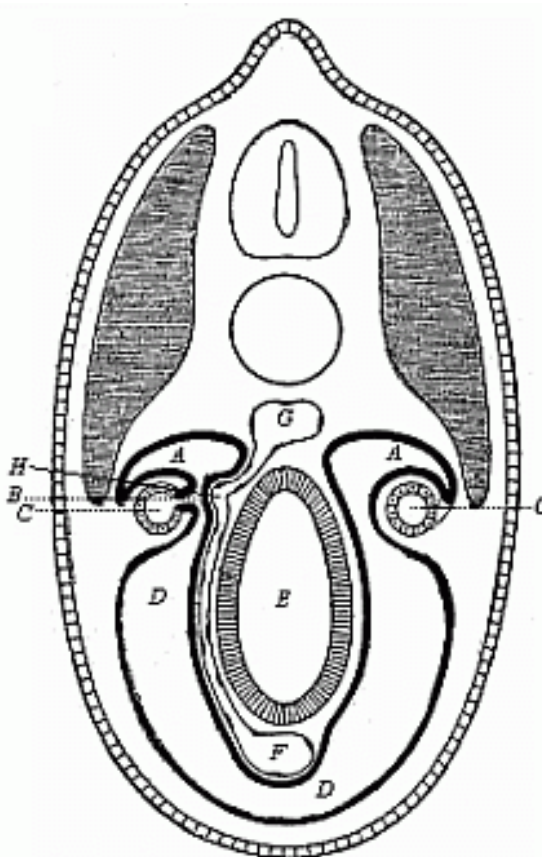


Fig. 218

Рис. 217 - Поперечный **разрез через середину амфиокса**. (Из Бовери.) Слева поражен жаберный стержень, справа - жаберная щель; следовательно, слева мы видим весь проренальный канал (X), справа - только участок передней ноги. А генитальная камера (вентральный срез гонокоска), X пронефридий, В его келомное отверстие, С предсердие, D полость тела, E висцеральная полость, F подкишечная вена, G аорта (левая ветвь, соединенная ветвистым сосудом с подкишечной веной), H почечный сосуд.

Рис. 218 - Поперечный **разрез эмбриона примитивной рыбы** (Selachii-embryo, из Бовери.). Слева - пронефридий (B), справа - примитивные почки (A). Пунктирные линии справа указывают на позднее открытие каналов примитивных почек (A) в проренальный проток (C). D - полость тела, E - висцеральная полость, F - подкишечная вена, G - аорта, H - почечный сосуд.

Если мы подведем итоги анатомического исследования амфиокса и сравним их с привычной организацией человека, то обнаружим огромную дистанцию между ними. На самом деле, вершина организации позвоночных, которую представляет собой человек, во всех отношениях настолько выше низшей ступени, на которой находится ланцетник, что поначалу едва ли можно считать возможным отнести обоих животных к одному разделу животного царства. Тем не менее, эта классификация бесспорно справедлива. Человек - лишь более совершенная стадия того позвоночного типа, который мы безошибочно находим у амфиокса в его характерных чертах. Достаточно вспомнить картину идеального примитивного позвоночного, приведенную в одной из предыдущих глав, и сравнить ее с низшими стадиями эмбрионального развития человека, чтобы убедиться в нашем близком родстве с ланцетником. (Ср. главу XI)

Это правда, что амфиокс стоит гораздо ниже всех остальных ныне живущих позвоночных. Правда, что у него нет отдельной головы, нет развитого мозга или черепа, характерных для других позвоночных. У него (вероятно, в результате дегенерации) нет аускультативного органа и централизованного сердца, которые есть у всех остальных; у него нет полностью сформировавшихся почек. Каждый орган в нем проще и менее развит, чем в любом другом. Однако характерное соединение и расположение всех органов такое же, как и у других позвоночных. Все они, кроме того, в процессе эмбрионального развития проходят стадию, на которой вся их организация не выше, чем у амфиокса, но по сути идентична ему.

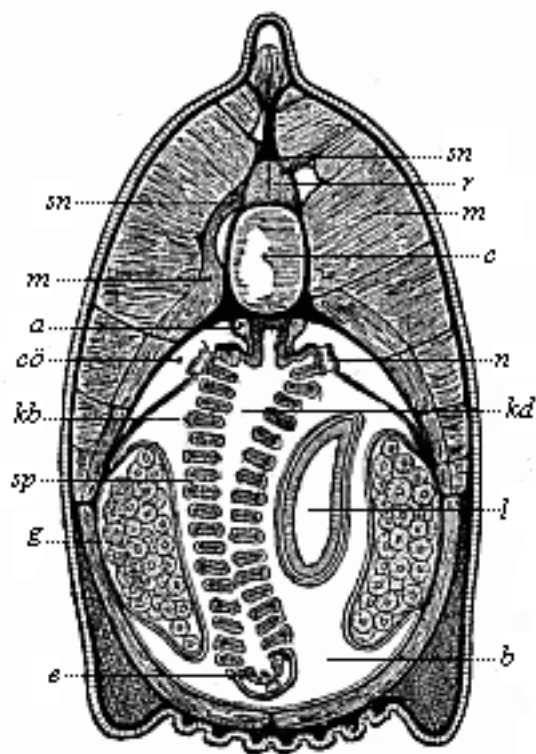


Рис. 219 - Поперечный **разрез головы амфиокса** (на границе первой и второй трети тела). (Из Бовери) *a* аорта (здесь двойная), *b* предсердие, *c* хорда, *co* умлаут соеломы (полость тела), *e* эндостиль (гипобранхиальная борозда), *g* гонады (яичники), *kb* жаберные дуги, *kd* ветвистая кишка, *l* печеночная трубка (справа, односторонняя), *t* мышцы, *n* почечные каналы, *r* спинной мозг, *sn* спинномозговые нервы, *sp* жаберные лепестки.

Для того чтобы увидеть это достаточно ясно, особенно полезно сравнить амфиокса с молодыми формами тех позвоночных, которые классифицируются рядом с ним. Это класс циклотомы. В настоящее время существует всего несколько видов этого некогда обширного класса, и их можно разделить на две группы. В одну группу входят рыбы-хохлатки или *Muxinoides*. Другая группа - петромизонты, или миноги, которые являются привычным деликатесом в своей морской форме. Этих *Cyclostoma* обычно относят к рыбам. Но они стоят гораздо ниже настоящих рыб и образуют очень интересную соединительную группу между ними и ланцетниками. Насколько близко они подходят к последним, можно увидеть, сравнив молодую миногу с амфиоксусом. Хорда у них одинаково проста, также как и медуллярная трубка, которая находится выше хорды, и пищеварительный канал, расположенный ниже нее. Однако у миноги спинной мозг раздувается спереди в простой грушевидный мозговой пузырь, по бокам которого расположены очень простой глаз и рудиментарный слуховой пузырь. Нос представляет собой одну ямку, как у амфиокса. Два отдела кишечника также одинаковы и очень рудиментарны у миноги. С другой стороны, мы видим большой прогресс в

строении сердца, которое находится под жабрами в виде централизованной мышечной трубки и разделено на ушко и желудочек. В дальнейшем минога продвигается еще дальше и получает череп, пять мозговых пузырьков, ряд независимых жаберных отверстий и т.д. Это делает еще более интересным поразительное сходство ее неполовозрелой личинки с развитым и половозрелым амфиоксусом.

В то время как амфиокс через циклостому связан с рыбами и, таким образом, с рядом высших позвоночных, он, с другой стороны, очень тесно связан с низким беспозвоночным морским животным, от которого он, на первый взгляд, совершенно далек. Это замечательное животное - морская косатка или аскидия, которую раньше считали тесно связанной с мидией и относили к моллюскам. Но с тех пор как в 1866 году была открыта удивительная эмбриология этих животных, не может быть и речи о том, что они не имеют ничего общего с моллюсками. К огромному изумлению зоологов, оказалось, что в своем индивидуальном развитии они тесно связаны с позвоночными. Когда аскидии полностью развиты, они представляют собой бесформенные комочки, которые на первый взгляд вообще нельзя принять за животных. Овальное тело, часто усыпанное бугорками или неровное и бугристое, в котором мы не можем обнаружить никаких особых внешних органов, прикрепляется одним концом к морским растениям, камням или дну моря. Многие виды похожи на картофель, другие - на дынные кактусы, третьи - на чернослив. Многие аскидии образуют прозрачные корочки или отложения на камнях и морских растениях. Некоторые из крупных видов употребляются в пищу как устрицы. Рыбаки, которые хорошо их знают, считают, что это не животные, а растения. Они продаются на рыбных рынках многих итальянских прибрежных городов вместе с другими низшими морскими животными под названием "морские фрукты" (*frutti di mare*). Ничто не указывает на то, что это животные. Когда их вынимают из воды с помощью сачка, самое большее, что можно заметить, - это небольшое сжатие тела, из-за которого вода вытекает в двух местах. Основная масса аскидий очень мала, максимум несколько дюймов в длину. Некоторые виды достигают фута и более в длину. Их существует множество видов, и они встречаются в каждом море. Как и в случае с *Acrania*, у нас нет окаменелых останков представителей этого класса, поскольку у них нет твердых и окаменелых частей. Тем не менее, они должны быть очень древними и восходить к первобытной эпохе.

Название "Туникаты" дано всему классу, к которому принадлежат Асцидии, потому что тело заключено в толстую и жесткую оболочку, похожую на мантию (*тунику*). Эта мантия - иногда мягкая, как желе, иногда жесткая, как кожа, а иногда жесткая, как хрящ - имеет ряд особенностей. Самая примечательная из них заключается в том, что она состоит из древесной массы, целлюлозы - того же растительного вещества, которое образует жесткую оболочку растительных клеток, вещество древесины. Туникаты - единственный класс животных, у которых есть настоящая целлюлозная или древесная оболочка. Иногда целлюлозная мантия ярко окрашена, иногда бесцветна. Нередко она усажена иглами или волосками, как у кактуса. Нередко в мантии можно обнаружить массу инородных тел - камней, песка, фрагментов раковин мидий и т.д. За это асцидии получили название "микрокосм".

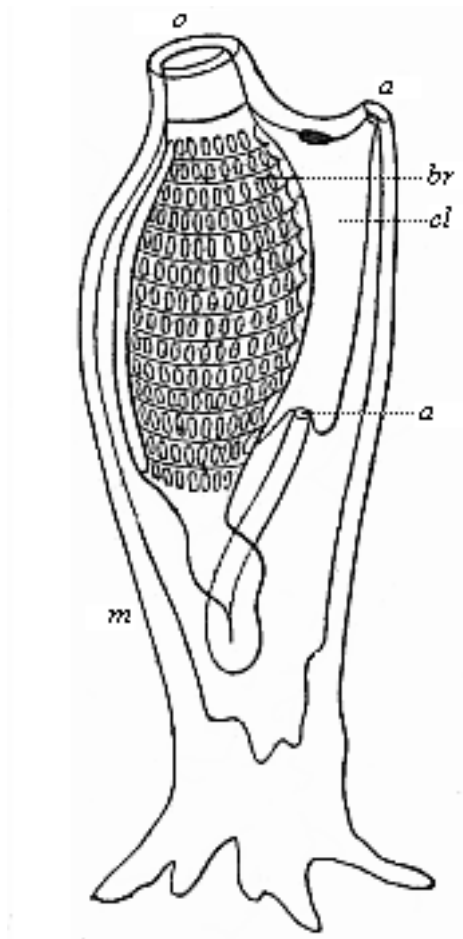


Рис. 220. Организация **асцидии** (вид слева); дорсальная сторона повернута вправо, а вентральная - влево, рот (o) вверху; асцидия прикреплена на хвостовом конце. Ветвистая кишка (br), пронизанная рядом расщелин, продолжается ниже в висцеральную кишку. Прямая кишка открывается через анус (a) в предсердие (cl), из которого экскременты выбрасываются вместе с дыхательной водой через мантийное отверстие или клоаку (a'); m мантии. (Из Gegenbaur.

Задний конец, который соответствует хвосту амфиокса, обычно прикреплен, часто с помощью обычных корней. Дорсальная и вентральная стороны сильно различаются внутри, но часто не могут быть различимы снаружи. Если вскрыть толстую тунику или мантию, чтобы изучить внутреннюю организацию, то сначала обнаружится просторная полость, заполненная водой, - мантийная или дыхательная полость (рис. 220 cl). Ее также называют бранхиальной полостью и клоакой, поскольку в нее поступают экскременты и половые продукты, а также вода для дыхания. Большую часть дыхательной полости занимает большой решетчатый бранхиальный мешок (br). По своему устройству он настолько похож на жаберную щель амфиокса, что сходство было отмечено английским натуралистом Гудсиром много лет назад, еще до того, как стало известно о родстве этих двух животных. Действительно, даже у *Ascidia* рот (o) открывается сначала в этот широкий бранхиальный мешок. Вода для дыхания проходит через решетчатую структуру бранхиального мешка в бранхиальную полость и выбрасывается из нее с помощью дыхательной поры (a'). Вдоль вентральной стороны бранхиального мешка проходит реснитчатый желобок - гипобранхиальный желобок, который мы ранее обнаружили в том же месте у амфиокса. Пища *Ascidia* также состоит из мельчайших организмов, инфузорий, диатомовых водорослей, частей разложившихся морских растений и животных и т.д. Вместе с водой они попадают в жаберную щель и пищеварительную часть кишечника, расположенную в его

конце, сначала в его расширение, которое представляет собой желудок. Примыкающая к нему тонкая кишка обычно образует петлю, изгибается вперед и открывается анальным отверстием (рис. 220 а), но не прямо наружу, а сначала в мантийную полость; из нее экскременты выбрасываются общим выходом (а') вместе с отработанной водой и половыми продуктами. Выходное отверстие иногда называют бранхиальной порой, а иногда клоакой или отверстием для выброса. У многих аскидий в кишечник открывается железистое образование, которое представляет собой печень. У некоторых помимо печени есть еще одна железа, которая, как считается, представляет собой почки. Собственно полость тела, или *coeloma*, которая заполнена кровью и окружает печеночную кишку, у *Ascidia*, как и у *Amphioxus*, очень узкая, и здесь ее также обычно путают с широким предсердием, или перибранхиальной полостью, заполненной водой.

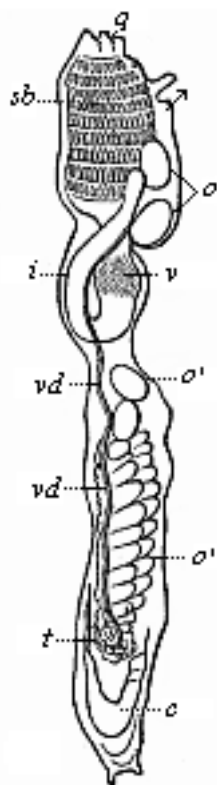


Рис. 221 - Организация **Ascidia** (как на рис. 220, вид слева). *sb* ветвистый мешок, *v* желудок, *i* тонкий кишечник, *s* сердце, *t* яичко, *vd* семяпровод, *o* яичник, *o'* зрелая яйцеклетка в ветвистой полости. Две маленькие стрелки указывают на вход и выход воды через отверстия мантии. (Из Милн-Эдвардс).

У полностью развитых *Ascidia* нет никаких следов *chorda dorsalis*, или внутреннего осевого скелета. Тем интереснее, что у молодого животного, появившегося из яйцеклетки, *есть* хорда, а над ней - рудиментарная медуллярная трубка. У развитых *Ascidia* она полностью атрофирована и выглядит как небольшой нервный ганглий, расположенный впереди над жаберной щелью. Он соответствует верхнему "пищеводному ганглию" или "примитивному мозгу" у других вермалий. Специальные органы чувств либо отсутствуют вовсе, либо встречаются только в очень рудиментарной форме, как простые зрительные пятна и осязательные щупальца или щупальца, окружающие рот. Мышечная система развита очень слабо и неравномерно. Непосредственно под тонким кориумом и в тесной связи с ним находится тонкая мышечная трубка, как у червей. С другой стороны, у *Ascidia* есть централизованное сердце, и в этом отношении она кажется более развитой, чем *Amphioxus*. На вентральной стороне кишечника, на некотором расстоянии за жаберной щелью,

расположено веретенообразное сердце. Оно постоянно сохраняет простую трубчатую форму, которую мы временно находим в качестве первой структуры сердца у позвоночных. Это простое сердце *Ascidia* имеет, однако, замечательную особенность. Оно сокращается в разных направлениях. У всех других животных сердце сокращается в одном и том же направлении (как правило, сзади наперед); у *Ascidia* оно меняется на обратное. Сердце сокращается сначала сзади наперед, замирает на минуту, а затем начинает биться в обратном направлении, гоня кровь теперь спереди назад; два крупных сосуда, которые начинаются с обоих концов сердца, попеременно действуют как артерии и вены. Эта особенность присуща только Туникатам.

Из других главных органов нам остается упомянуть половые железы, которые находятся прямо позади в полости тела. Все *Ascidiae* - гермафродиты. Каждая особь имеет мужскую и женскую железу и способна к самооплодотворению. Созревшие яйцеклетки (рис. 221 o') выходят непосредственно из яичника (o) в мантийную полость. Мужские сперматозоиды попадают в эту полость из яичка (t) по специальному протоку (vd). Здесь происходит оплодотворение, и во многих асцидиях обнаруживаются развитые зародыши. Затем они выбрасываются вместе с дыхательной водой через клоаку (q), и таким образом "рождаются живыми".

Если мы теперь посмотрим на всю структуру простых *Ascidia* (особенно *Phallusia*, *Cynthia* и т.д.) и сравним ее со структурой *Amphioxus*, то обнаружим, что у них мало точек соприкосновения. Действительно, полностью развитая *Ascidia* напоминает *Amphioxus* в некоторых важных чертах своего внутреннего строения, и особенно в своеобразном характере жаберной крышки и кишечника. Но в большинстве других особенностей организации она настолько далека от него и так не похожа на него внешне, что по-настоящему близкое родство этих двух видов было обнаружено только после изучения их эмбриологии. Теперь мы сравним эмбриональное развитие этих двух животных и, к нашему огромному удивлению, обнаружим, что из яйцеклетки амфиокса развивается та же эмбриональная форма, что и из яйцеклетки асцидии - типичная *хордула*.

Глава XVII.

ЭМБРИОЛОГИЯ ЛАНЦЕТНИКА И МОРСКОЙ КОСАТКИ

Структурные особенности, отличающие позвоночных от беспозвоночных, настолько заметны, что на ранних этапах классификации было очень трудно определить родство этих двух больших групп. Когда ученые стали говорить о родстве различных групп животных не только в переносном, но и в генеалогическом смысле, этот вопрос сразу же вышел на первый план и, казалось, стал одним из главных препятствий на пути реализации эволюционной теории. Еще раньше, когда изучали взаимоотношения основных групп, не имея представления о реальной генеалогической связи, полагали, что то тут, то там находят среди беспозвоночных точки соприкосновения с позвоночными: некоторые черви, особенно черви, по строению, казалось, приближаются к позвоночным, например, морской стрелolist (*Sagitta*). Но при ближайшем рассмотрении аналогии оказались несостоятельными. Когда Дарвин своей реформой теории эволюции дал толчок к построению реальной истории животного царства, решение этой проблемы оказалось особенно трудным. Когда я в своей "*Общей морфологии*" (1866) сделал первую попытку разработать теорию и применить ее к классификации, я не нашел ни одной проблемы филогении, которая доставила бы мне столько хлопот, как связь позвоночных с беспозвоночными.

Но именно в это время была обнаружена истинная связь, причем там, где ее меньше всего ожидали. В конце 1866 года в изданиях Санкт-Петербургской академии вышли две работы русского зоолога Ковалевского, который некоторое время жил в Неаполе и изучал эмбриологию низших животных. Счастливая случайность обратила внимание этого способного наблюдателя почти одновременно на эмбриологию низшего позвоночного, амфиокса, и беспозвоночного, близкое родство которого с амфиоксом подозревалося меньше всего, - асцидии. К крайнему изумлению всех зоологов, интересовавшихся этим важным вопросом, оказалось, что между этими двумя совершенно разными животными - низшим позвоночным и неправильной формы сидячим беспозвоночным - существует максимальное сходство в строении с самого начала развития. Благодаря этой неоспоримой идентичности онтогенеза, которую можно продемонстрировать в поразительной степени, мы, в силу биогенетического закона, обнаружили давно искомое генеалогическое звено и определенно установили группу беспозвоночных, которая представляет собой ближайших кровных родственников позвоночных. Открытие было подтверждено другими зоологами, и теперь уже нет никаких сомнений в том, что из всех классов беспозвоночных наиболее тесно связан с позвоночными класс туникат, а из туникат наиболее близки к ним асцидии. Мы не можем утверждать, что позвоночные произошли от *Ascidiae*, и тем более наоборот, но мы можем сказать, что из всех беспозвоночных именно *Tunicates* и, внутри этой группы, *Ascidiae*, являются ближайшими кровными родственниками древней стволовой формы позвоночных. В качестве общей предковой группы обоих стеблей мы должны принять вымершее семейство обширной вермалии-стебля, *Prochordonia* или *Prochordata* ("примитивные хордовые-животные").

Для того чтобы в полной мере оценить этот замечательный факт и особенно обеспечить надежную основу для генеалогического древа позвоночных, необходимо тщательно изучить эмбриологию обоих этих животных и сравнить индивидуальное развитие амфиокса шаг за шагом с развитием асцидии. Начнем с онтогении амфиокса.

Из совпадающих наблюдений Ковалевского в Неаполе и Хатшека в Мессине следует, во-первых, что сегментация яйцеклетки и гастрюляция у амфиокса имеют простейший характер. Они происходят так же, как и у многих низших животных из стеблей различных беспозвоночных, которых мы уже описывали как первоначальных или первобытных; развитие асцидий происходит по тому же типу. Половозрелые особи амфиокса, которые в большом количестве встречаются в Мессине с апреля или мая, как правило, начинают выбрасывать свои половые продукты вечером; если поймать их примерно в середине теплой ночи и поместить в стеклянный сосуд с морской водой, они немедленно выбрасывают через рот свои накопленные половые продукты, в связи с возмущением. Самцы выделяют массу спермы, а самки - яйцеклетки в таком количестве, что многие из них прилипают к фибриллам вокруг их рта. Оба вида клеток после открытия гонад попадают сначала в мантийную полость, затем через жаберные щели в ветвистую кишку и выводятся из нее через рот.

Яйцеклетки представляют собой просто круглые клетки. Их диаметр составляет всего 1/250 дюйма, что в два раза меньше размеров яйцеклеток млекопитающих, и они не имеют никаких отличительных признаков. Прозрачная протоплазма зрелой яйцеклетки настолько мутная из-за множества темных гранул пищевого желтка или дейтоплазмы, что трудно проследить процесс оплодотворения и поведение двух ядер во время него (с. 51). Активные элементы мужской спермы - конусообразные сперматозоиды - похожи на таковые у большинства других животных (см. рис. 20). Оплодотворение происходит, когда эти живые реснитчатые клетки сперматозоида приближаются к яйцеклетке и стремятся проникнуть в желточное вещество или клеточное вещество яйцеклетки своей головной частью - более

толстой частью клетки, которая заключает в себе ядро. Только один сперматозоид может пробить себе путь в желток на одном полюсе оси яйцеклетки; его головка или ядро сливается с женским ядром, которое остается после выделения директивных тел из семенного пузырька. Так образуется "стволовое ядро", или ядро "стволовой клетки" (цитула, рис. 2). Теперь оно подвергается тотальной сегментации, разделяясь на две, четыре, восемь, шестнадцать, тридцать две клетки и так далее. Таким образом, мы получаем шарообразное, тутовое тело, которое мы называем *морулой*.

Сегментация амфиокса не совсем регулярна, как предполагалось после первых наблюдений Ковалевского (1866). Она не полностью равна, а несколько неравномерна. Как установил впоследствии Хатшек (1879), сегментационные клетки остаются равными только до стадии морулы, шарообразное тело которой состоит из тридцати двух клеток. Затем, как это всегда бывает при неравной сегментации, более медлительные вегетативные клетки опережают в расщеплении. На нижнем, вегетативном полюсе яйцеклетки долгое время остается неизменным венец из восьми крупных энтодермических клеток, в то время как остальные клетки делятся, благодаря образованию серии горизонтальных кругов, на все большее количество венцов по шестнадцать клеток в каждом. Затем сегментационные клетки смещаются более или менее неравномерно, а сегментационная полость в центре морулы увеличивается; в конце концов все первые оказываются на поверхности последних, так что зародыш приобретает знакомую форму бластулы и образует полый шар, стенка которого состоит из одного слоя клеток (рис. 38 А-С). Этот слой - бластодерма, простой эпителий, из клеток которого происходят все ткани организма.

Эти важные ранние эмбриональные процессы происходят у амфиокса так быстро, что через четыре-пять часов после оплодотворения, или около полуночи, формирование шарообразной бластулы завершается. На ее вегетативном полюсе образуется углубление, похожее на яму, в результате чего полая сфера удваивается (рис. 38 D). Эта ямка становится все глубже и глубже (рис. 38 E, F); наконец инвагинация (или удвоение) завершается, и внутренняя, или складчатая, часть стенки бластулы оказывается внутри наружной стенки. Таким образом, получается полая полусфера, тонкая стенка которой состоит из двух слоев клеток (рис. 38 E). Из полусферического тела вскоре снова становится почти шарообразным, а затем овальным, внутренняя полость значительно увеличивается, а устье становится более узким (рис. 213). Форма, которой достиг эмбрион *Amphioxus*, представляет собой настоящую "чашечную личинку", или *гаструлу*, первоначального простого типа, который мы ранее описали как "колокольную гаструлу", или *архигаструлу* (рис. 29-35).

Как и у всех других животных, образующих архигаструлу, все тело представляет собой не что иное, как простой желудочный мешок или желудок; его внутренняя полость - это примитивная кишка (*прогастер* или *архентерон*, рис. 38 г, 35 д), а отверстие - примитивный рот (*простома* или *бластопор*, о). Стенка является одновременно стенкой кишечника и стенкой тела. Она состоит из двух простых клеточных слоев, знакомых нам первичных зародышевых слоев. Внутренний слой или инвагинированная часть бластодермы, которая непосредственно окружает кишечную полость, - это энтодерма, внутренний или вегетативный зародышевый слой, из которого развивается стенка пищеварительного канала и все его придатки, кардиомиоциты и т. д. (рис. 35, 36 i). Наружный слой клеток, или неинвагинированная часть бластодермы, - это эктодерма, наружный, или животный, зародышевый слой, из которого образуется наружная кожа (эпидермис) и нервная система (е). Клетки энтодермы гораздо крупнее, темнее и более жирные, чем клетки эктодермы, которые более прозрачны и менее богаты жировыми частицами. Поэтому до и во время инвагинации происходит все большая дифференциация внутреннего слоя от наружного.

Животные клетки наружного слоя вскоре развивают вибрирующие волоски, растительные клетки внутреннего слоя делают это гораздо позже. Из каждой клетки вырастает нитевидный отросток, который совершает непрерывные колебательные движения. За счет колебаний этих тонких волосков гастрюла амфиокса, пронзив тонкую оволемму, плавает в море, как и гастрюла многих других животных (рис. 36). Как и у многих других низших животных, клетки имеют только по одному хлыстообразному волоску, поэтому их называют *жгутиковыми* (в отличие от *реснитчатых* клеток, имеющих множество коротких ресничек).

В дальнейшем в ходе своего быстрого развития округлый колокольчик-гастрюла удлиняется и начинает уплощаться с одной стороны, параллельно длинной оси. Уплощенная сторона - это последующая дорсальная сторона; противоположная, или вентральная, сторона остается изогнутой. Последняя растет быстрее первой, в результате чего примитивный рот вытесняется на дорсальную сторону (рис. 39). В середине спинной поверхности образуется неглубокая продольная борозда (рис. 79), а края тела поднимаются по обе стороны от этой борозды в виде двух параллельных вздутий. Эта борозда, конечно, является дорсальной, а выпуклости - дорсальными или медуллярными выпуклостями; они образуют первую структуру центральной нервной системы - медуллярную трубку. Медуллярные выпуклости теперь поднимаются выше; борозда между ними становится все глубже и глубже. Края параллельных выбуханий загибаются друг к другу, наконец, соединяются, и образуется продолговатый мозг (рис. 83 м, 84 м). Таким образом, формирование костномозговой трубки из наружной кожи происходит на обнаженной спинной поверхности свободно плавающей личинки амфиокса точно так же, как в зародыше человека и высших животных внутри плодных оболочек.

Одновременно со строительством медуллярной трубки у зародыша амфиокса происходит формирование хорды, лоханок и отходящей от их стенки мезодермы. Эти процессы также протекают с характерной простотой и ясностью, так что их очень поучительно сравнивать с вермалиями, с одной стороны, и с высшими позвоночными - с другой. В то время как костномозговая борозда погружается в среднюю линию плоской дорсальной стороны овального зародыша, а ее параллельные края объединяются, образуя эктодермальную нервную трубку, непосредственно под ними формируется одиночная хорда, а по обе стороны от нее - параллельная продольная складка, от дорсальной стенки примитивной кишки. Эти продольные складки энтодермы исходят из примитивного рта, или из его нижнего и заднего края. Здесь мы видим на ранней стадии пару крупных энтодермических клеток, которые отличаются от всех остальных своим большим размером, круглой формой и мелкозернистой протоплазмой; это два промесобласта, или полярные клетки мезодермы (рис. 83 р). Они указывают на исходную точку начала двух зачатков, которые вырастают из этого места между внутренним и наружным зародышевыми слоями, отделяются от примитивной кишки и служат клеточным материалом для среднего слоя.

Сразу после своего формирования два тельцевых мешочка амфиокса делятся на несколько частей продольными и поперечными складками. Каждый из первичных мешочков разделен на верхний дорсальный и нижний вентральный отделы парой боковых продольных складок (рис. 82). Но они снова разделены несколькими параллельными поперечными складками на ряд последовательных мешочков - примитивных сегментов или сомитов (ранее называвшихся неподходящим названием "примитивные позвонки"). Они имеют различное будущее сверху и снизу. Верхние, или спинные, сегменты, *эписомиты*, впоследствии теряют свою полость и образуют своими клетками мышечные пластины туловища. Нижние или вентральные сегменты, *гипосомиты*, соответствующие боковым пластинкам зародыша черепа, в верхней части сливаются вместе из-за исчезновения боковых стенок и образуют

позднюю полость тела (метацель); в нижней части они остаются раздельными и впоследствии формируют сегментарные гонады.

Посередине, между двумя боковыми складками примитивного кишечника, от него на ранней стадии по средней линии его спинной стенки отделяется один центральный орган. Это дорсальная хорда (рис. 83, 84). Этот осевой стержень, являющийся первым основанием позднего позвоночного столба у всех позвоночных и единственным его представителем у амфиокса, происходит из энтодермы.

Вследствие этих важных процессов складывания в примитивном кишечнике простая энтодермическая трубка делится на четыре различных отдела: I, внизу, на вентральной стороне, постоянный пищеварительный канал или постоянный кишечник; II, вверху, на дорсальной стороне, осевой стержень или хорда; и III, два тельца, которые сразу же делятся на две структуры: -IIIA, выше, на спинной стороне, *эписомиты*, двойной ряд примитивных или мускулистых сегментов; и IIIB, ниже, с каждой стороны кишки, *гипосомиты*, две боковые пластинки, которые дают начало половым железам, и полости которых частично объединяются, образуя полость тела. В то же время над хордой, на дорсальной поверхности, образуется нервная или медуллярная трубка, замыкающая параллельные медуллярные выбухания. Все эти процессы, очерчивающие типичное строение позвоночного, происходят в зародыше амфиокса с поразительной быстротой; во второй половине первого дня, или через двадцать четыре часа после оплодотворения, формируется молодое позвоночное, типичный зародыш, имеющий, как правило, от шести до восьми сомитов.

Главным событием второго дня развития является формирование двух постоянных отверстий кишечника - рта и ануса. На более ранних стадиях после закрытия примитивного рта пищеварительная трубка оказывается полностью закрытой; она сообщается с продолговатым мозгом только через нервно-мышечный канал. Постоянный рот - это вторичное образование, расположенное на противоположном конце. Здесь в конце второго дня мы находим ямкообразное углубление в наружной коже, которое проникает внутрь закрытого кишечника. Аналогичным образом через несколько часов сзади формируется анус (вблизи дополнительной гастролы-рота). У человека и высших позвоночных рот и анус также формируются, как мы видели, в виде плоских ямок в наружной коже; затем они проникают внутрь, постепенно соединяясь со слепыми концами закрытой кишечной трубки. На вторые сутки эмбрион амфиокса претерпевает мало других изменений. Число примитивных сегментов увеличивается и обычно достигает четырнадцати, примерно через сорок восемь-пятьдесят часов после пропитки.

Почти одновременно с формированием рта в переднем отделе эмбриона *Amphioxus* (обычно через сорок часов после начала развития) пробивается первая жаберная щель. Теперь он начинает питаться самостоятельно, так как пищевой материал, накопленный в яйцеклетке, полностью израсходован. Дальнейшее развитие свободной личинки происходит очень медленно и растягивается на несколько месяцев. Тело становится значительно длиннее, сжимается по бокам, а головной конец расширяется в подобие треугольника. В нем развиты два рудиментарных органа чувств. Внутри находятся первые кровеносные сосуды: верхний или спинной сосуд, соответствующий аорте, между кишечником и спинным мозгом, и нижний или вентральный сосуд, соответствующий подкишечной вене, у нижней границы кишечника. Жабры, или органы дыхания, также формируются на переднем конце пищеварительного канала. Весь передний, или дыхательный, отдел кишечника превращается в жаберную решетку, которая пронизана решетчатым рядом бранхиальных отверстий, как у асцидий. Для этого передняя часть стенки кишки соединяется звездообразно с наружной кожей, а в месте соединения образуются расщелины,

пронизывающие стенку и ведущие в кишку извне. Сначала этих ветвистых расщелин очень мало, но вскоре их становится много - сначала в один, затем в два ряда. Передняя жаберная щель - самая старая. В итоге мы имеем нечто вроде решетки из тонких жаберных щелей, опирающихся на ряд жестких бранхиальных стержней; они попарно соединены поперечными стержнями.

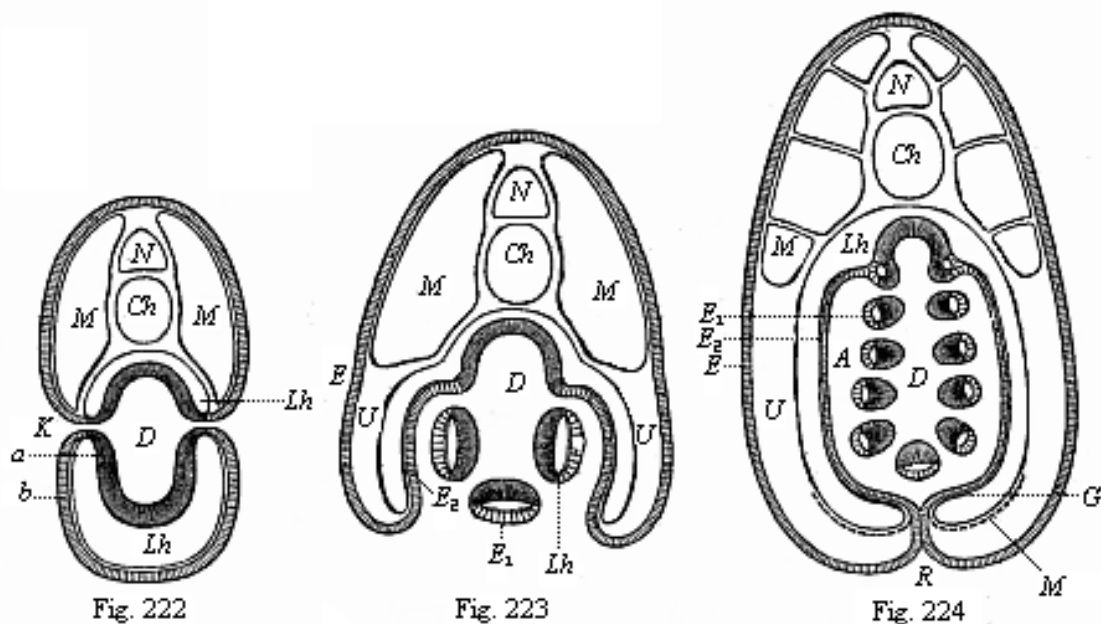


Рис. 222-224 - Поперечные **разрезы молодых Amphioxus-larvæ** (схематично, по Ральфу) (Ср. также рис. 216.) На рис. 222 имеется свободное сообщение снаружи с кишечной полостью (D) через жаберные лепестки (K). На рис. 223 сформированы боковые складки стенки тела, или жаберные крышки, которые растут вниз. На рис. 224 эти боковые складки объединились внизу и соединили свои края по средней линии брюшной стороны (швы R). Теперь вода для дыхания переходит из кишечной полости (D) в мантийную полость (A). Буквы имеют одинаковое значение: N медуллярная трубка, Ch хорда, M латеральные мышцы, Lh полость тела, G часть полости тела, в которой впоследствии формируются половые органы. D кишечная полость, покрытая слоем кишечной железы (a). A мантийная полость, K жаберные щели, b= E эпидермис, E₁ такой же, как висцеральный эпителий мантийной полости, E₂ как париетальный эпителий мантийной полости.

На ранней стадии эмбрионального развития строение Amphioxus-larva в значительной степени совпадает с той идеальной картиной, которую мы ранее составили для "Примитивного позвоночного" (рис. 98-102). Но впоследствии тело претерпевает различные изменения, особенно в передней части. Эти изменения нас не касаются, так как они зависят от специальных приспособлений и не затрагивают наследственный тип позвоночных. Когда свободно плавающей личинке Amphioxus-larva исполняется три месяца, она отказывается от пелагических привычек и превращается в молодое животное, живущее в песке. Несмотря на свою малость (одна восьмая дюйма), она имеет практически то же строение, что и взрослая особь. Что касается остальных органов амфиокса, то следует отметить, что гонады или половые железы развиваются очень поздно, сразу из внутреннего клеточного слоя полости тела. Хотя впоследствии мы не находим продолжения полости тела (рис. 216 U) в боковых стенках мантийной полости, в жаберных крышках или мантийных складках (рис. 224 U), вначале оно имеется (рис. 224 Lh). Половые клетки образуются ниже, в нижней части этого продолжения (рис. 224 S). В остальном последующее развитие во взрослого амфиокса

личинки, которую мы проследили, настолько просто, что нам нет необходимости углубляться в него.

Теперь мы можем обратиться к эмбриологии *Ascidia*, животного, которое, казалось бы, стоит гораздо ниже и организовано гораздо проще, оставаясь большую часть своей жизни прикрепленным ко дну моря как бесформенный комок. По счастливой случайности Ковалевский впервые исследовал именно те крупные экземпляры асцидий, которые наиболее ярко демонстрируют родство позвоночных с беспозвоночными, и личинки которых на первых стадиях развития ведут себя точно так же, как личинки амфиокса. Это сходство настолько близко в основных чертах, что нам остается только повторить то, что мы уже говорили об онтогенезе *Amphioxus*.

Яйцеклетка крупных *Ascidia* (*Phallusia*, *Cynthia* и др.) представляет собой простую круглую клетку от 1/250 до 1/125 дюйма в диаметре. В толстом мелкозернистом желтке мы находим прозрачный круглый зародышевый пузырек диаметром около 1/750 дюйма, который окружает маленькое эмбриональное пятно или нуклеол. Внутри мембраны, окружающей яйцеклетку, стволовая клетка *Ascidia* после оплодотворения претерпевает те же метаморфозы, что и стволовая клетка *Amphioxus*. Она подвергается тотальной сегментации, делится на две, четыре, восемь, шестнадцать, тридцать две клетки и так далее. В результате непрерывного полного расщепления образуется морула, или тутовое скопление клеток. Внутри нее собирается жидкость, и таким образом мы снова получаем шаровидный пузырек (бластулу), стенка которого представляет собой один слой клеток - бластодерму. Из бластулы путем инвагинации образуется настоящая гастрולה (простая колоколовидная гастрולה), так же как и у амфиокса.

До сих пор в эмбриологии асцидий не было никаких определенных оснований для того, чтобы сблизить их с позвоночными; такая же гастрולה образуется аналогичным образом у многих других животных, принадлежащих к различным стеблям. Но теперь мы находим эмбриональный процесс, который свойственен позвоночным и который неопровержимо доказывает родство *Ascidiae* с позвоночными. Из эпидермиса гастролы с дорсальной стороны формируется *медуллярная трубка*, а между ней и примитивной кишкой - *хорда*; это органы, которые в других случаях встречаются только у позвоночных. Формирование этих очень важных органов происходит у *Ascidia-gastrula* точно так же, как и у *Amphioxus*. У *Ascidia* (как и в других случаях) овальная гастрולה сначала уплощается с одной стороны - последующей спинной. По средней линии плоской поверхности проходит борозда (медуллярная борозда), а из кожного слоя по обеим сторонам выходят две параллельные продольные выпуклости. Эти медуллярные выбухания соединяются над бороздой и образуют трубку; в этом случае, опять же, нервная или медуллярная трубка сначала открыта спереди, а сзади соединена с примитивной кишкой нейрентериальным каналом. Далее, у *Ascidia-larva* также два постоянных отверстия пищеварительного канала появляются только позже, как самостоятельные и новые образования. Постоянный рот не развивается из примитивного рта гастролы; этот примитивный рот закрывается, а более поздний анус образуется рядом с ним путем инвагинации извне, на заднем конце тела, напротив отверстия медуллярной трубки.

Во время этих важных процессов, которые происходят точно так же, как и у амфиокса, из заднего конца тела личинки вырастает хвостовой выступ, и личинка складывается внутри круглой оволеммы таким образом, что спинная сторона изгибается, а хвост переходит на вентральную сторону. В этом хвосте развивается - начиная с примитивной кишки - цилиндрический ряд клеток, передний конец которого вдаётся в тело личинки, между пищеварительным каналом и нервным каналом, и является не чем иным, как *chorda dorsalis*. Этот важный орган до сих пор был обнаружен только у позвоночных, а у беспозвоночных не

было найдено ни единого следа. Сначала хорда состоит только из одного ряда крупных клеток энтодермы. Впоследствии она состоит из нескольких рядов клеток. У *Ascidia-larva* хорда также развивается из дорсальной средней части примитивной кишки, в то время как два глоточных мешка отделяются от нее с обеих сторон. Простая полость тела образуется в результате их слияния.

Когда личинка *Ascidia-larva* достигает этой стадии развития, она начинает двигаться в околеме. Это приводит к разрыву мембраны. Личинка выходит из нее и плавает по морю с помощью своего хвоста, похожего на весло. Эти свободно плавающие личинки *Ascidia* известны уже давно. Впервые их наблюдал Дарвин во время своего кругосветного путешествия в 1833 году. Внешне они похожи на головастики и, как и головастики, используют свои хвосты в качестве весел. Однако это живое и высокоразвитое состояние длится недолго. Сначала происходит прогрессивное развитие: передняя часть медуллярной трубки превращается в мозг, внутри которого развиваются два единых органа чувств - спинной слуховой пузырек и вентральный глаз. Затем на вентральной стороне животного, или нижней стенке кишечника, образуется сердце в той же простой форме и в том же месте, где оно развивается у человека и всех других позвоночных. В нижней мышечной стенке кишечника мы находим утолщение, похожее на шило, твердую веретенообразную нить клеток, которая становится полый в центре; она начинает сокращаться в разных направлениях, то вперед, то назад, как это происходит у взрослых *Ascidia*. Таким образом, сангвиническая жидкость, скопившаяся в полый мышечной трубке, попеременно поступает в кровеносные сосуды, которые развиваются на обоих концах сердечной трубки. Один главный сосуд проходит вдоль дорсальной стороны кишечника, другой - вдоль его вентральной стороны. Первый соответствует аорте и дорсальному сосуду у червей. Другой соответствует подкишечной вене и вентральному сосуду у червей.

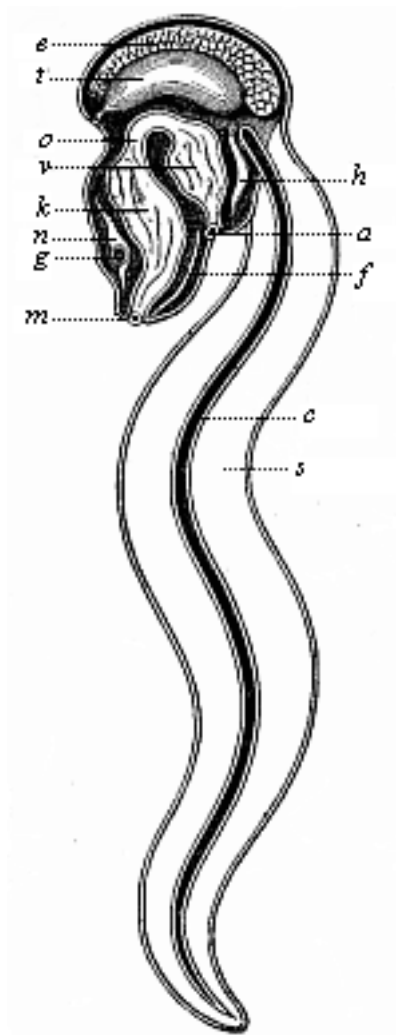


Рис. 225 - **Аппендикария (Copelata)**, вид слева. *m* рот, *k* ветвистая кишка, *o* пищевод, *v* желудок, *a* анус, *n* мозг (ганглий над пищеводом), *g* слуховой пузырек, *f* реснитчатая борозда под жабрами, *h* сердце, *t* семенники, *e* яичник, *c* хорда, *s* хвост.

С образованием этих органов прогрессивное развитие асцидии заканчивается, и наступает дегенерация. Свободно плавающая личинка опускается на дно моря, отказывается от своих локомоторных привычек и прикрепляется к камням, морским растениям, раковинам мидий, кораллам и другим предметам; при этом используется та часть тела, которая была наиболее подвижной. Прикрепление осуществляется с помощью нескольких выростов, обычно трех, которые можно увидеть даже у свободно плавающей личинки. Хвост утрачивается, так как в нем больше нет необходимости. Он подвергается жировой дегенерации и исчезает вместе со спинной хордой. Бесхвостое тело превращается в бесформенную трубку и, атрофируя одни части и видоизменяя другие, постепенно приобретает тот вид, который мы уже описали.

Среди ныне живущих туникат есть очень интересная группа мелких животных, которые всю жизнь остаются на стадии развития хвостатой, свободной личинки *Ascidia-larva* и бодро плавают в море с помощью своего широкого веслообразного хвоста. Это замечательные *Copelata* (*Appendicaria* и *Vexillaria*, рис. 225). Это единственные из ныне живущих позвоночных, у которых на протяжении всей жизни сохраняется спинная хорда и нервная струна над ней; последняя должна рассматриваться как продолжение мозгового ганглия и эквивалент медуллярной трубки. Их бранхиальная кишка также открывается прямо наружу

парой бранхиальных расщелин. Эти поучительные *Copelata*, сравнимые с постоянными *Ascidia-larvæ*, следуют за вымершими *Prochordonia*, теми древними червями, которых мы должны рассматривать как общих предков *Tunicates* и *Vertebrates*. Хорда аппендикария представляет собой длинную цилиндрическую струну (рис. 225 в) и служит креплением для мышц, которые работают на плоском веслохвосте.

Среди различных изменений, которые претерпевает личинка *Ascidia-larva* после опускания на морское дно, наиболее интересным (после утраты осевого стержня) является атрофия одного из главных органов - медуллярной трубки. У амфиокса спинной мозг продолжает развиваться, но у асцидии трубка вскоре сжимается в маленький и незначительный нервный ганглий, расположенный над ртом и жаберной щелью и соответствующий крайне слабой психической силе животного. Этот незначительный реликт медуллярной трубки кажется совершенно несопоставимым с нервным центром позвоночного, однако он ведет свое начало от той же структуры, что и спинной мозг амфиокса. Органы чувств, развивавшиеся в передней части нервной трубки, также утрачены; у взрослых *Ascidia* от них не осталось и следа. С другой стороны, пищеварительный канал становится очень обширным органом. В настоящее время он делится на две части: широкую переднюю или ветвистую кишку, которая служит для дыхания, и более узкую заднюю или печеночную кишку, которая осуществляет пищеварение. Ветвистый или головной кишечник *Ascidia* сначала мал и открывается наружу только парой боковых протоков или жаберных лепестков - постоянное устройство у *Copelata*. Жаберные лепестки развиты так же, как и у амфиокса. Когда их количество значительно увеличивается, мы получаем большую жаберную щель, пронизанную, как решетка. По средней линии ее брюшной стороны проходит гипобранхиальная борозда. Мантия или полость клоаки (атриум), окружающая жаберную щель, у *Ascidia* и *Amphioxus* образована таким же образом. Выталкивающее отверстие этой перибранхиальной полости соответствует ветвистой поре амфиокса. У взрослых *Ascidia* ветвистый кишечник и сердце на вентральной стороне - почти единственные органы, которые напоминают о первоначальном родстве с позвоночными.

Дальнейшее развитие *Ascidia* в деталях не представляет для нас особого интереса, и мы не будем в него углубляться. Главный результат, который мы получаем из его эмбриологии, - это полное согласие с эмбриологией амфиокса на самых ранних и важных эмбриональных стадиях. Они начинают расходиться только после того, как сформируются продолговатая трубка и пищеварительный канал, а также осевой стержень с мышцами между ними. Амфиокс продолжает развиваться и напоминает эмбриональные формы высших позвоночных; асцидия деградирует все больше и больше, и, наконец, во взрослом состоянии имеет вид очень несовершенного беспозвоночного.

Если мы теперь оглянемся на все замечательные особенности, с которыми мы столкнулись в строении и эмбриональном развитии амфиокса и асцидии, и сравним их с особенностями эмбрионального развития человека, которые мы изучали ранее, то станет ясно, что я не преувеличивал значение этих очень интересных животных. Очевидно, что *Amphioxus* со стороны позвоночных и *Ascidia* со стороны беспозвоночных образуют мост, с помощью которого мы можем преодолеть глубокую пропасть, разделяющую два больших отдела животного царства. Радикальное сходство ланцетника и морской косатки на первых и наиболее важных этапах развития показывает нечто большее, чем их близкое анатомическое родство и близость в классификации; оно также свидетельствует об их реальном кровном родстве и общем происхождении от одной и той же стволовой формы. Таким образом, она проливает свет на самые древние корни генеалогического древа человека.

Глава XVIII.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ИСТОРИИ НАШЕГО СТВОЛА

Сравнительное изучение анатомии и онтогении амфиокса и аскидии оказало нам неоценимую помощь. Во-первых, мы преодолели широкую пропасть, существовавшую до сих пор между позвоночными и беспозвоночными; во-вторых, мы обнаружили в эмбриологии амфиокса ряд древних эволюционных стадий, которые давно исчезли из человеческой эмбриологии и были утрачены в силу закона свернутой наследственности. Главные из этих стадий - шаровидная бластула (в ее простейшей первичной форме) и последующая архигаструла, чистая, первоначальная форма *гаструлы*, которая сохранилась у амфиокса до наших дней и которую мы находим в том же виде у ряда беспозвоночных различных классов. Не менее важны и более поздние эмбриональные формы - хломула, хордула и т. д.

Таким образом, эмбриология *Amphioxus* и *Ascidia* настолько расширила наши знания о стволовой истории человека, что, хотя наша эмпирическая информация все еще очень неполна, теперь в ней нет никаких существенных недостатков. Поэтому теперь мы можем приступить к выполнению нашей задачи и реконструировать филогению человека в ее основных линиях с помощью этих данных сравнительной анатомии и онтогенеза. В этом читатель вскоре убедится в огромной важности прямого применения биогенетического закона. Но прежде чем мы приступим к работе, будет полезно сделать несколько общих замечаний, необходимых для правильного понимания происходящих процессов.

Мы должны сказать несколько слов о периоде, в течение которого человеческая раса развилась из животного царства. Первая мысль, которая приходит в голову в этой связи, - это огромная разница между продолжительностью онтогенеза и филогенеза человека. Отдельному человеку требуется всего девять месяцев для полного развития - от оплодотворения яйцеклетки до момента, когда он покидает материнскую утробу. Весь свой путь человеческий эмбрион проходит за короткое время - сорок недель (как правило, 280 дней). У многих других млекопитающих время эмбрионального развития во многом совпадает с человеческим - например, у коровы. У лошади и осла он длится немного дольше - от сорока трех до сорока пяти недель, у верблюда - тринадцать месяцев. У самых крупных млекопитающих эмбриону требуется гораздо больше времени для развития в утробе - полтора года у носорога и девяносто недель у слона. В этих случаях беременность длится в два раза дольше, чем у человека, или один и три четверти года. У более мелких млекопитающих эмбриональный период гораздо короче. Самые маленькие млекопитающие, карликовые мыши, развиваются за три недели; зайцы - за четыре недели, крысы и сурки - за пять недель, собака - за девять, свинья - за семнадцать, овца - за двадцать одну, а коза - за тридцать шесть. Птицы развиваются еще быстрее. При нормальных обстоятельствах птенцу требуется всего три недели для полного развития. Утке нужно двадцать пять дней, индейке - двадцать семь, павлину - тридцать один, лебедю - сорок два, а кассуари - шестьдесят пять. Самая маленькая птица, колибри, выходит из яйца через двенадцать дней. Таким образом, продолжительность индивидуального развития внутри плодных оболочек у млекопитающих и птиц четко связана с абсолютными размерами тела животного. Но это не единственный определяющий признак. Существует ряд других обстоятельств, влияющих на период эмбрионального развития. У амфиокса самые ранние и важные эмбриональные процессы протекают настолько быстро, что бластула формируется за четыре часа, гаструла - за шесть, а типичная позвоночная форма - за двадцать четыре.

В каждом случае продолжительность онтогенеза уменьшается до незначительной, если сравнить ее с огромным периодом, который потребовался для филогенеза, или постепенного развития предкового ряда. Этот период измеряется не годами или столетиями, а тысячами и миллионами лет. Должны были пройти многие миллионы лет, прежде чем самое совершенное позвоночное, человек, шаг за шагом эволюционировал от своих древних одноклеточных предков. Противники эволюции, заявляющие, что постепенное развитие человека из низших животных форм и в конечном итоге из одноклеточного организма - это невероятное чудо, забывают, что такое же чудо происходит в течение нескольких месяцев в процессе эмбрионального развития каждого человеческого существа. Каждый из нас за сорок недель - правильнее сказать, за первые четыре недели своего внутриутробного развития - прошел через ту же серию трансформаций, которую наши животные предки претерпели за миллионы лет.

Невозможно даже приблизительно, за сотни или даже тысячи лет, определить реальную и абсолютную продолжительность филогенетического периода. Но уже некоторое время мы, благодаря исследованиям геологов, можем определить относительную продолжительность различных отрезков органической истории Земли. Непосредственные данные для определения относительной продолжительности геологических периодов содержатся в толщине осадочных слоев - пластов, образовавшихся на дне моря или в пресной воде из отложившегося там ила или грязи. Эти последовательные слои известняка, песчаника, сланца, мергеля и т. д., которые составляют большую часть горных пород и часто имеют толщину в несколько тысяч футов, дают нам стандарт для вычисления относительной продолжительности различных периодов.

Чтобы сделать этот пункт совершенно ясным, я должен сказать несколько слов об эволюции Земли в целом и кратко указать на основные черты этой истории. Прежде всего, мы сталкиваемся с принципом, что на нашей планете органическая жизнь начала существовать в определенный период. Это утверждение уже не оспаривается ни одним компетентным геологом или биологом. Органическая история Земли не могла начаться до тех пор, пока на нашей планете не появилась вода в жидком состоянии. Каждый организм, без исключения, нуждается в жидкой воде как в условии существования и содержит значительное ее количество. Наше собственное тело, когда оно полностью сформировано, содержит шестьдесят-семьдесят процентов воды в своих тканях и только тридцать-сорок процентов твердой материи. В теле ребенка воды еще больше, а в эмбрионе - еще больше. На ранних стадиях развития человеческий плод содержит более девяноста процентов воды и не более десяти процентов твердых веществ. У низших морских животных, особенно у некоторых медуз, тело состоит более чем девяносто девять процентов морской воды и не имеет ни одного процента твердого вещества. Ни один организм не может существовать или выполнять свои функции без воды. Нет воды - нет жизни!

Но жидкая вода, от которой в первую очередь зависит существование жизни, не могла существовать на нашей планете до тех пор, пока температура поверхности раскаленной сферы не опустилась до определенной отметки. До этого времени она оставалась в виде пара. Но как только из паровой оболочки сконденсировалась первая жидкая вода, она начала свое геологическое действие, которое продолжается и по сей день, изменяя твердую земную кору. Конечным результатом этого непрекращающегося действия воды, размывающей и растворяющей горные породы в виде дождя, града, снега и льда, в виде бегущего потока или кипящего потока, является образование грязи. Как говорит Хаксли в своих замечательных *"Лекциях о причинах явлений в органической природе"*, главным

документом прошлой истории нашей Земли является грязь; вопрос об истории прошлых эпох сводится к вопросу об образовании грязи.

Как я уже говорил, можно составить приблизительное представление об относительном возрасте различных пластов, сравнивая их на разных участках земной поверхности. Геологи давно согласились с тем, что существует определенная историческая последовательность различных пластов. Различные наложенные друг на друга слои соответствуют последовательным периодам органической истории Земли, когда они откладывались в виде ила на дне моря. Постепенно ил превратился в камень. Он поднимался из воды благодаря колебаниям земной поверхности и образовывал горы. Как правило, в органической истории Земли выделяют четыре или пять больших периодов, соответствующих большему и меньшему группам осадочных толщ. Более крупные периоды затем подразделяются на ряд более мелких, которых обычно насчитывается от двенадцати до пятнадцати. Сравнительная толщина групп пластов позволяет нам сделать приблизительный расчет относительной продолжительности этих различных периодов времени. Правда, мы не можем сказать: "За столетие в среднем образуется пласт определенной толщины (около двух футов); следовательно, пласт толщиной 1000 футов должен иметь возраст 500 000 лет". Разным пластам одинаковой толщины могут потребоваться совершенно разные периоды для их формирования. Но из толщины или размера пласта можно сделать вывод об *относительной* продолжительности периода.

Первое и самое древнее из четырех или пяти главных подразделений органической истории Земли называется первобытным, архаическим или археозойским периодом. Если считать, что общая средняя толщина осадочных толщ составляет около 130 000 футов, то первый период включает в себя 70 000 футов, или большую часть всего периода. По этой и другим причинам мы можем сразу же заключить, что соответствующий первобытный или археолитический период должен был быть сам по себе гораздо длиннее, чем все остальные периоды вместе взятые, от его начала до наших дней. Вероятно, он был намного длиннее, чем показывают приведенные мною цифры (7:6) - возможно, 9:6. В последние годы толщина архаичных пород оценивается в 90 000 футов.

СИНОПСИС ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМАЦИЙ, ИЛИ ОКАМЕНЕВШИХ СЛОЕВ ЗЕМНОЙ КОРЫ

Группы	Системы	Формации	Синонимы Формации
V. Антрополит группы, или антропозойские (четвертичные) группы пластов.	XIV. Последние (аллювий).	38. Современные 37. Недавний	Верхнеаллювиальный и Нижний аллювиальный
	XIII. Плейстоцен (дильвий)	36. Послеледниковый 35. Ледниковый	Верхний дильвиальный Нижний дильвиальный
IV. Кайнолит группы, или кайнозойские (третичные) группы пластов.	XII. Плиоцен (неотретичный)	34. Арверн 33. Субапеннин	Верхний плиоцен Нижний плиоцен
	XI. Миоцен (средний третичный период)	32. Фалун 31. Лимбург	Верхний миоцен Нижний миоцен

III. Мезолит группы, или мезозойские (вторичные) группы пластов.	Xb. Олигоцен (старый третичный период)	30. Аквитания 29. Лигурий	Верхний олигоцен Нижний олигоцен
	Ха. Эоцен (примитивный третичный период)	28. Гипс 27. Грубый мел 26. Лондонская глина	Верхний эоцен Средний эоцен Нижний эоцен
	IX. Мел (меловой)	25. Белый мел 24. Зеленый песок 23. Неокон 22. Wealden	Верхний мел Средний мел Нижний мел Формация Уолд
	VIII. Юрский период	21. Портленд 20. Оксфорд 19. Бат 18. Лias	Верхний оолит Средний оолит Нижний оолит Лias
	VII. Триас	17. Кейпер 16. Muschelkalk 15. Бантер	Верхний триас Средний триас Нижний триас
	VIb. Пермь	14. Цехштейн 13. Невротский песок	Верхняя пермь Нижняя пермь
	VIa. Каменноугольный угленосные отложения)	12. Каменноугольный песчаник 11. Каменноугольный известняк	Верхний карбон Нижний карбон
	V. Девон	10. Пилтон 9. Илфракомб 8. Линтон	Верхний девон Средний девон Нижний девон
	IV. Силурий	7. Ладлоу 6. Уэнлок 5. Лландейло	Верхний силурий Средний силурий Нижний силур
	III. Кембрий	4. Потсдам 3. Лонгмайнд	Верхний кембрий Нижний кембрий
I. Археолит группы, или археозойские (первобытные) группы пластов.	II. Гуронский	2. Лабрадор	Верхний лаврентий
	I. Лаврентийский	1. Оттава	Нижний лаврентий

Первобытный период подразделяется на три подчиненные части - лаврентийскую, гуронскую и кембрийскую, соответствующие трем основным группам пород, составляющих архейскую формацию. Огромный период, в течение которого эти породы формировались в первобытном океане, вероятно, насчитывает более 50 000 000 лет. В начале этого периода путем самопроизвольного образования сформировались древнейшие и простейшие организмы - монеры, с которых началась история жизни на нашей планете. Из них сначала развились одноклеточные организмы простейшего характера - Protophyta и Protozoa (паулотомей, амёбы, ризоподы, инфузории и другие протисты). В этот период из одноклеточных организмов произошли все беспозвоночные предки человека. Об этом можно судить по тому факту, что уже ближе к концу следующего силурийского периода мы находим останки ископаемых рыб (Selachii и Ganoids). Они гораздо более развиты и гораздо моложе, чем низшее позвоночное, амфиокс, и многочисленные бесчерепные позвоночные,

родственные амфиоксу, которые, должно быть, жили в то время. Все беспозвоночные предки человеческой расы должны были предшествовать им.

За первобытной эпохой следует гораздо более короткий период - *палеозойский* или первичный. Он делится на четыре длительных периода - силурийский, девонский, каменноугольный и пермский. Силурийские пласты особенно интересны тем, что содержат первые ископаемые следы позвоночных - зубы и чешую селяхий (*Palæodus*) в нижнем и ганоидов (*Pteraspis*) в верхнем силуре. В девонский период сформировался "старый красный песчаник"; в каменноугольный период отложились огромные залежи угля, дающие нам главное горючее вещество; в пермском (или диасском) периоде образовались новый красный песчаник, цехштейн (магнезиальный известняк) и купфершифер (мергелистый сланец). Общая глубина залегания этих пластов оценивается в 40 000-45 000 футов. В любом случае, палеозойская эра, взятая в целом, была намного короче предыдущих и намного длиннее последующих периодов. Пласты, отложившиеся в эту первичную эпоху, содержат большое количество окаменелостей; помимо беспозвоночных видов, в них много позвоночных, причем преобладают рыбы. В девонском, а также в карбоновом и пермском периодах было так много рыб, особенно примитивных (типа акул) и пластинчатожаберных, что мы можем назвать весь палеозойский период "эпохой рыб". Среди палеозойских пластинчатожаберных рыб, или ганоидов, большое значение имеют *Crossopterygii* и *Ctenodipterina* (дипноусты).

В этот период некоторые рыбы начали приспосабливаться к жизни на суше, что привело к появлению класса амфибий. В каменноугольном периоде мы находим окаменелые останки пятипалых амфибий, самых древних наземных, дышащих воздухом позвоночных. В пермскую эпоху разнообразие амфибий увеличивается. Ближе к концу ее мы находим первых амниот, предков трех высших классов позвоночных. Это ящероподобные животные; первым был обнаружен *протерозавр* из мергеля в Айзенахе. Возникновение самых ранних амниот, среди которых должен был быть общий предок рептилий, птиц и млекопитающих, откладывается к концу палеозойской эры благодаря обнаружению останков этих рептилий. Предки нашей расы в этот период были представлены сначала настоящими рыбами, затем диплодоками и амфибиями, и, наконец, самыми ранними амниотами, или протамниотами.

Третьим основным разделом органической истории Земли является *мезозойский*, или вторичный, период. Он также подразделяется на три отдела - триасовый, юрский и меловой. Толщина пластов, отложившихся в этот период, от начала триасового до конца мелового периода, составляет в общей сложности около 15 000 футов, что не в два раза меньше, чем у палеозойских отложений. В этот период происходило очень быстрое и разнообразное развитие всех ветвей животного царства. Особенно много новых и интересных форм появилось в стволе позвоночных. Впервые появляются костистые рыбы (*Teleostei*). Рептилии встречаются в необычайном разнообразии и количестве; вымершие гигантские серпенты (динозавры), морские серпенты (хализавры) и летающие ящеры (птерозавры) - самые замечательные и известные из них. Из-за преобладания класса рептилий этот период называют "эпохой рептилий". Но в этот период происходила эволюция и класса птиц; они, несомненно, произошли от какого-то подразделения ящероподобных рептилий. Это доказывается эмбриологической идентичностью птиц и рептилий и их сравнительной анатомией, а также тем, что в этот период появились птицы с зубами в челюстях и хвостами, как у ящериц (*Archeopteryx*, *Odontornis*).

Наконец, самый продвинутый и (для нас) самый важный класс позвоночных - млекопитающие - появился в мезозойском периоде. Самые ранние ископаемые останки их были найдены в самых поздних триасовых слоях - нижние челюсти мелких копытных и

сумчатых. Более многочисленные останки найдены чуть позже в юрском периоде, а некоторые - в меловом. Все останки млекопитающих, которые мы имеем из этого участка, относятся к низшим проаммамалам и сумчатым; среди них, несомненно, были предки человека. С другой стороны, за весь этот период мы не нашли ни одной бесспорной окаменелости какого-либо высшего млекопитающего (плацентарного). Это подразделение млекопитающих, включающее человека, возникло лишь позднее, к концу этого или в следующем периоде.

Четвертый раздел органической истории Земли, третичный или *кайнозойский*, был гораздо короче предыдущего. Толщина пластов, отложившихся в этот период, составляет всего около 3 000 футов. Он подразделяется на четыре части - эоцен, олигоцен, миоцен и плиоцен. В эти периоды происходило очень разнообразное развитие высших растительных и животных форм; фауна и флора нашей планеты все ближе и ближе подходили к тому характеру, который они носят сегодня. В частности, наиболее продвинутый класс - млекопитающие - стал преобладать. Поэтому третичный период можно назвать "эпохой млекопитающих". Высшая часть этого класса, плацентарные, уже появилась на свет; к этой группе относится и человеческая раса. Первое появление человека, или, если быть более точным, развитие человека из какой-то близкородственной группы обезьян, вероятно, приходится на миоцен или плиоцен, средний или последний период третичного периода. Другие считают, что так называемый человек, наделенный речью, произошел от неговорящего обезьяночеловека (*Pithecanthropus*) только в следующем, антропозойском, веке.

В этом пятом и последнем отрезке органической истории Земли мы имеем полное развитие и рассеяние различных рас людей, и поэтому он называется *антропозойским*, а также *четвертичным* периодом. В условиях несовершенства палеонтологической и этнографической науки мы пока не можем с уверенностью ответить на вопрос, произошла ли эволюция человека от какой-либо вымершей обезьяны или лемура в начале этого или к середине или концу третичного периода. Однако несомненно следующее: развитие цивилизации приходится на антропозойскую эру, а это всего лишь незначительная часть огромного периода всей истории жизни. Когда мы помним об этом, кажется нелепым ограничивать слово "история" цивилизованным периодом. Если мы разделим на сто равных частей весь период истории жизни, от спонтанного возникновения первой монары до наших дней, и представим относительную продолжительность пяти главных разделов или эпох, рассчитанную по средней толщине содержащихся в них пластов, в процентах от этого, то получим примерно следующее соотношение: - I.

I.	Археолит или археозойская	53.6
II.	(первобытная) эпоха	32.1
III.	Палеолит или палеозойский	11.5
IV.	(первичный) возраст	2.3
V.	Мезолит или мезозойский	0.5
	(вторичный) возраст	---
	Кенолит или кайнозойский	100.0
	(третичный) возраст	
	Антрополит или	
	антропозойский	
	(четвертичный) возраст	

В любом случае, "исторический период" - это ничтожная величина по сравнению с огромной продолжительностью предшествующих эпох, когда о существовании человека на нашей

планете не могло быть и речи. Даже важный кайнозойский или третичный период, в котором появляются первые плацентарные или высшие млекопитающие, вероятно, составляет немногим более двух процентов от всего органического века.

Прежде чем мы приступим к выполнению нашей задачи и с помощью наших онтогенетических знаний и биогенетического закона проследим шаг за шагом палеонтологическое развитие наших животных предков, давайте на мгновение заглянем в другую и, по-видимому, весьма отдаленную отрасль науки, общее рассмотрение которой поможет нам в решении трудной проблемы. Я имею в виду науку сравнительной филологии. С тех пор как Дарвин своей теорией отбора вдохнул новую жизнь в биологию и поднял вопрос об эволюции со всех сторон, часто указывали на то, что существует замечательная аналогия между развитием языков и эволюцией видов. Это сравнение совершенно справедливо и очень поучительно. Вряд ли можно найти лучшую аналогию, когда мы имеем дело с некоторыми сложными и неясными особенностями эволюции видов. В обоих случаях мы видим действие одних и тех же природных законов.

Все филологи, сколько-нибудь компетентные в своей науке, сегодня согласны с тем, что все человеческие языки постепенно развивались из очень рудиментарных начал. Идея о том, что речь - это дар богов, которой придерживались выдающиеся авторитеты всего лишь пятьдесят лет назад, теперь полностью отброшена и поддерживается только теологами и другими людьми, которые не признают никакого естественного развития. Речь развивалась одновременно с ее органами, гортанью и языком, а также с функциями мозга. Поэтому вполне естественно обнаружить в эволюции и классификации языков те же черты, что и в эволюции и классификации органических видов. Различные группы языков, выделяемые в филологии как примитивные, фундаментальные, родительские и дочерние языки, диалекты и т.д., полностью соответствуют в своем развитии различным категориям, которые мы классифицируем в зоологии и ботанике как стебли, классы, порядки, семейства, роды, виды и разновидности. Соотношение этих групп, частично координатных и частично подчиненных, в общей схеме одинаково в обоих случаях; и эволюция идет по одним и тем же линиям в обоих случаях.

Когда с помощью этого древа мы прослеживаем формирование различных языков, развившихся из общего корня древнего индогерманского языка, мы получаем очень четкое представление об их филогенезе. В то же время мы увидим, насколько это похоже на развитие различных групп позвоночных, возникших из общей стволовой формы примитивного позвоночного. Древний индогерманский корневой язык сначала разделился на два основных ствола - славяно-германский и арио-романский. Славяно-германский корень затем разделился на древнегерманский и древний славяно-леттский языки; арио-романский - на древнеарийский и древнегреко-римский. Если мы продолжим генеалогическое древо этих четырех индогерманских языков, то обнаружим, что древнегерманский язык делится на три ветви - скандинавскую, готскую и германскую. От древнегерманского произошли высоко- и низкогерманские языки; к последним относятся фризский, саксонский и современные низкогерманские диалекты. Древний славяно-леттский язык разделился сначала на балтийский и славянский. Балтийский дал начало леттскому, литовскому и старопрусскому; славянский - русскому и южнославянскому на юго-востоке, польскому и чешскому на западе.

Мы видим столь же плодотворное разветвление двух его основных стволов, когда обращаемся к другому подразделению индогерманских языков. Греко-римский язык разделился на фракийский (албано-греческий) и итало-кельтский. От последнего произошли расходящиеся ветви италийского (римского и латинского) на юге и кельтского на

севере: от него развились все британские (древнебританский, древнешотландский и ирландский) и галльские разновидности. Древний арийский дал начало многочисленным иранским и индийским языкам.

Эта "сравнительная анатомия" и эволюция языков замечательно иллюстрирует филогенез видов. Очевидно, что по структуре и развитию примитивные языки, материнские и дочерние языки, а также разновидности в точности соответствуют классам, порядкам, родам и видам животного мира. В обоих случаях "естественная" система является филогенетической. Как на основе сравнительной анатомии и онтогении, а также палеонтологии мы убедились, что все прошлые и живые позвоночные происходят от общего предка, так и сравнительное изучение мертвых и живых индогерманских языков доказывает, что все они являются модификациями одного примитивного языка. Эта точка зрения на их происхождение сегодня принята всеми главными филологами, работавшими в этой области и не имеющими предрассудков.

Но момент, на который я хочу обратить особое внимание читателя в этом сравнении индогерманских языков с ветвями позвоночного ствола, заключается в том, что никогда нельзя путать прямых потомков с боковыми ветвями, а вымершие формы с живыми. Такая путаница очень распространена, и наши оппоненты часто используют ошибочные идеи, которые она порождает, для нападков на эволюцию в целом. Например, когда мы говорим, что человек произошел от обезьяны, та - от лемура, а лемур - от сумчатого, многие люди полагают, что речь идет о живых видах этих видов млекопитающих, которые они находят в наших музеях. Наши оппоненты навязывают нам эту идею и с большей проницательностью, чем с умом, заявляют, что это совершенно невозможно; или же они просят нас путем физиологического эксперимента превратить кенгуру в лемура, лемура в гориллу, а гориллу в человека! Требование это детское, а идея, на которую оно опирается, ошибочна. Все эти живые формы в большей или меньшей степени отклонились от предковой формы; ни одна из них не может породить такое же потомство, какое действительно произвела стволовая форма тысячи лет назад.

Несомненно, что человек произошел от какого-то вымершего млекопитающего; и мы с такой же уверенностью отнесли бы его к приматам, если бы он был перед нами. Столь же несомненно, что эта примитивная обезьяна произошла, в свою очередь, от неизвестного лемура, а тот - от вымершего сумчатого. Но столь же очевидно, что все эти вымершие предковые формы могут претендовать на принадлежность к живому порядку млекопитающих только в силу их существенного внутреннего строения и сходства в решающих анатомических характеристиках каждого *порядка*. По внешнему виду, по характеристикам *рода* или *вида*, они будут более или менее, возможно, очень значительно, отличаться от всех ныне живущих представителей этих порядков. Универсальной и естественной процедурой филогенетического развития является то, что сами стволовые формы с их специфическими особенностями вымерли в течение некоторого времени. Ближайшие к ним формы среди ныне живущих видов более или менее - возможно, очень существенно - отличаются от них. Поэтому в нашем филогенетическом исследовании и в сравнительном изучении живых, дивергентных потомков речь может идти только об определении большей или меньшей удаленности последних от предковой формы. Ни одна из более древних стволовых форм не сохранилась в неизменном виде до нашего времени.

То же самое мы видим, сравнивая различные мертвые и живые языки, которые развились из общего первобытного языка. Если мы рассмотрим наше генеалогическое древо индогерманских языков в этом свете, то сразу увидим, что все более древние или родительские языки, от которых мы рассматриваем живые разновидности ствола как расходящиеся дочерние или внучатые языки, вымерли в течение некоторого времени.

Полностью исчезли арио-романский и славяно-германский языки, а также арийский, греко-римский, славяно-леттский и древнегерманский. Даже их дочери и внуки были утеряны; все ныне живущие индогерманские языки родственны только в том смысле, что они являются дивергентными потомками общих стволовых форм. Некоторые формы отклонились от исходной стволовой формы больше, а некоторые меньше.

Этот легко доказуемый факт очень хорошо иллюстрирует аналогичный случай происхождения позвоночных видов. Филогенетическая сравнительная филология здесь оказывает сильную поддержку филогенетической сравнительной зоологии. Но одна может привести больше прямых доказательств, чем другая, поскольку палеонтологический материал филологии - старые памятники вымершего языка - сохранился гораздо лучше, чем палеонтологический материал зоологии - окаменевшие кости и отпечатки позвоночных.

Однако мы можем проследить генеалогическое древо человека не только до низших млекопитающих, но и гораздо дальше - до амфибий, акулopodobных примитивных рыб и, в конце концов, до бесчерепных позвоночных, которые очень напоминали амфиокса. Но это не следует понимать в том смысле, что существующий сегодня *Amphioxus*, акулы или амфибии могут дать нам хоть какое-то представление о внешнем облике этих далеких стволовых форм. Тем более не следует думать, что амфиокс или любая акула, или любой ныне живущий вид амфибий является реальной формой предков высших позвоночных и человека. Это утверждение может лишь рационально означать, что живые формы, о которых я говорил, являются *боковыми линиями*, которые гораздо теснее связаны с вымершими стволовыми формами и сохранили сходство с ними гораздо лучше, чем любые другие известные нам животные. Они все еще настолько похожи на них в отношении их отличительной внутренней структуры, что мы должны были бы поместить их в один класс с вымершими формами, если бы они были перед нами. Но ни один прямой потомок этих ранних форм не остался неизменным. Поэтому мы должны полностью отказаться от идеи найти прямых предков человеческой расы в их характерной *внешней форме* среди ныне живущих видов животных. Существенные и отличительные черты, которые до сих пор более или менее тесно связывают живые формы с вымершими общими стволовыми формами, лежат во внутренней структуре, а не во внешнем облике. Последняя была сильно изменена в результате адаптации. Первая же в большей или меньшей степени сохранилась благодаря наследственности.

Сравнительная анатомия и онтогенез неопровержимо доказывают, что человек - настоящее позвоночное, и, следовательно, его особое генеалогическое древо должно быть связано с древом других позвоночных, которые происходят от общего с ним корня. Но у нас также есть много важных оснований в сравнительной анатомии и онтогенезе, чтобы предположить общее происхождение всех позвоночных. Если общая теория эволюции верна, все позвоночные, включая человека, происходят от одного общего предка, давно вымершего "примитивного позвоночного". Следовательно, генеалогическое древо позвоночных одновременно является и генеалогическим древом человеческой расы.

Таким образом, наша задача построения генеалогии человека превращается в более масштабную цель - выявить генеалогию всего позвоночного ствола. Как мы теперь знаем из сравнительной анатомии и онтогенеза *Amphioxus* и *Ascidia*, он, в свою очередь, связан с генеалогическим древом беспозвоночных (непосредственно с древом *Vermalia*), но не имеет прямой связи с самостоятельными стволами сочленовных, моллюсков и иглокожих. Если мы таким образом проследим древо наших предков через различные стадии вплоть до самых низших червей, то неизбежно придем к *Gastræa*, этой наиболее поучительной форме, которая дает наиболее четкое представление о животном с двумя зародышевыми слоями.

Сама *Gastræa* произошла от простого многоклеточного пузырька, *Blastæa*, а он, в свою очередь, должен был развиваться из низшего круга одноклеточных животных, которым мы даем название Protozoa. Мы уже рассмотрели наиболее важный примитивный тип этих животных, одноклеточную *Amœba*, которая чрезвычайно поучительна в сравнении с человеческой яйцеклеткой. С его помощью мы достигаем самых низких твердых данных, к которым мы должны применить наш биогенетический закон и с помощью которых мы можем вывести вымершего предка из эмбриональной формы. Амебоидная природа молодой яйцеклетки и одноклеточное состояние, в котором (как стволовая клетка или цитула) начинает свое существование каждое человеческое существо, оправдывают нас в утверждении, что самыми ранними предками человеческой расы были простые амебоидные катушки.

Но теперь возникает следующий вопрос: "Откуда появились эти первые амœбæ, с которых началась история жизни в начале лаврентьевской эпохи?". На него есть только один ответ. Самые ранние одноклеточные организмы могли развиваться только из самых простых известных нам организмов - *Monera*. Это самые простые живые существа, которые мы только можем себе представить. Все их тело - не что иное, как частица плазмы, гранула живого альбуминозного вещества, выполняющая сама по себе все важнейшие жизненные функции, составляющие материальную основу жизни. Таким образом, мы подходим к последнему или, если хотите, первому вопросу, связанному с эволюцией, - вопросу о происхождении монеры. Это настоящий вопрос о происхождении жизни, или спонтанной генерации.

У нас нет ни места, ни возможности углубляться в этой главе в вопрос спонтанной генерации. Для этого я должен отослать читателя к пятнадцатой главе "*Истории творения*", и особенно ко второй книге "*Общей морфологии*", или к эссе "Монера и спонтанное порождение" в моих "*Исследованиях монеры и других протистов*".^[29] Там я полностью изложил свой собственный взгляд на этот важный вопрос. Известный ботаник Нягели впоследствии (1884) развивал те же идеи. Здесь я скажу лишь несколько слов об этом неясном вопросе происхождения жизни в той мере, в какой он затрагивает наш основной предмет, органическую эволюцию в целом. Спонтанное порождение, в том определенном и ограниченном смысле, в котором я его поддерживаю и утверждаю, что оно является необходимой гипотезой для объяснения происхождения жизни, относится исключительно к эволюции Монера из неорганических соединений углерода. Когда живые существа впервые появились на нашей планете, сложнейшее азотистое соединение углерода, которое мы называем *плассоном* и которое является самым ранним материальным воплощением жизненной силы, должно было образоваться чисто химическим путем из неорганических соединений углерода. Первые монеры образовались в море путем самопроизвольной генерации, как кристаллы образуются в материнской воде. Наша потребность в знании причин заставляет нас предположить это. Если мы считаем, что вся неорганическая история Земли протекала по механическим принципам без вмешательства Творца и что история жизни также определялась теми же механическими законами; если мы видим, что нет необходимости признавать творческое действие для объяснения происхождения различных групп организмов, то совершенно нерационально предполагать такое творческое действие при рассмотрении первого появления органической жизни на Земле".

[29] Английский читатель найдет яркую и современную главу по этому вопросу в недавно написанной и переведенной книге Геккеля "*Чудеса жизни*" - прим. переводчика.

Этот спорный вопрос о "спонтанном зарождении" кажется таким неясным, потому что люди связывают с этим термином массу самых разных и часто очень абсурдных идей и пытаются решить эту проблему с помощью самых грубых экспериментов. Настоящая доктрина

спонтанного зарождения жизни не может быть опровергнута экспериментами. Каждый эксперимент, дающий отрицательный результат, лишь доказывает, что ни один организм не образовался из неорганической материи в тех условиях - в высшей степени искусственных условиях, - которые мы установили. С другой стороны, доказать теорию экспериментальным путем было бы крайне сложно; и даже если бы Monera по-прежнему ежедневно образовывалась путем спонтанной генерации (что вполне возможно), было бы очень трудно, если не невозможно, найти убедительное доказательство этого. Те, кто не признает спонтанного возникновения первых живых существ в нашем понимании, должны прибегнуть к сверхъестественному чуду; и это, собственно говоря, и есть тот отчаянный ресурс, к которому прибегают наши "точные" ученые, полностью отрекаясь от разума.

Известный английский физик лорд Кельвин (в то время сэр У. Томсон) попытался отказаться от гипотезы самопроизвольного возникновения, предположив, что органические обитатели Земли развились из микробов, пришедших от жителей других планет и случайно попавших на нашу планету на осколках своего первоначального дома, или метеоритах. Эта гипотеза нашла много сторонников, среди которых был и выдающийся немецкий физик Гельмгольц. Однако в 1872 году она была опровергнута талантливым физиком Фридрихом Цёльнером из Лейпцига в его работе *"О природе комет"*. Он ясно показал, насколько ненаучна эта гипотеза, во-первых, с точки зрения логики, а во-вторых, с точки зрения научного содержания. В то же время он указал, что наша гипотеза о спонтанном порождении является "необходимым условием для понимания природы в соответствии с законом причинности".

Я повторяю, что мы должны призвать на помощь гипотезу только в отношении Monera, бесструктурных "организмов без органов". Каждый сложный организм должен был развиваться из какого-то низшего организма. Мы не должны предполагать спонтанного возникновения даже простейшей клетки, поскольку она сама состоит как минимум из двух частей - внутреннего, твердого ядерного вещества и внешнего, более мягкого клеточного вещества или протоплазмы клеточного тела. Эти две части должны были образоваться путем дифференциации из индифферентного плазмона монерона или цитода. По этой причине естественная история Monera представляет большой интерес; только здесь мы можем найти средства для преодоления главных трудностей проблемы спонтанного поколения. Реально существующие Monera - это образцы таких бесорганных или бесструктурных организмов, которые должны были образоваться в результате спонтанной генерации в начале истории жизни.

Глава XIX. НАШИ ПРЕДКИ-ПРОТИСТЫ

Под руководством биогенетического закона и на основании полученных нами данных мы переходим к интересной задаче определения ряда животных предков человека. Филогенез в целом является индуктивной наукой. Из совокупности биологических процессов в жизни растений, животных и человека сложилось уверенное индуктивное представление о том, что все органическое население нашей планеты сформировалось по гармоничному закону эволюции. Все интересные явления, которые мы встречаем в онтогенезе и палеонтологии, сравнительной анатомии и дистоологии, распределение и повадки организмов - все важные общие законы, которые мы абстрагируем от явлений этих наук и объединяем в гармоничное целое, - вот широкие основы нашей великой биологической индукции.

Но когда мы переходим к применению этого закона и пытаемся определить с его помощью происхождение различных видов организмов, мы вынуждены строить гипотезы, которые по сути своей имеют *дедуктивный* характер и являются умозаключениями от общего закона к конкретным случаям. Но эти специальные умозаключения так же оправданы и необходимы по строгим законам логики, как и индуктивные выводы, на которых построена вся теория эволюции. Доктрина о животном происхождении человеческой расы является особым выводом такого рода и с логической необходимостью вытекает из общего индуктивного закона эволюции.

Однако я должен сразу же отметить, что уверенность этих эволюционных гипотез, опирающихся на четкие специальные умозаключения, не всегда одинаково сильна. Некоторые из этих умозакключений сегодня не вызывают сомнений; в случае с другими все зависит от знаний и компетентности исследователя, какую степень уверенности он им приписывает. В любом случае, мы должны различать *абсолютную* уверенность общей (индуктивной) теории происхождения и *относительную* уверенность специальных (дедуктивных) эволюционных гипотез. Мы никогда не сможем определить весь предковый ряд организма с той же уверенностью, с которой мы придерживаемся общей теории эволюции как единственного научного объяснения органических модификаций. Специальное указание на стволовые формы в деталях всегда будет более или менее неполным и гипотетическим. Это вполне естественно. Доказательства, на которых мы основываемся, несовершенны и всегда будут несовершенны, как и в сравнительной филологии.

Первый из наших документов, палеонтология, крайне неполный. Мы знаем, что все обнаруженные окаменелости - это лишь незначительная часть растений и животных, обитавших на нашей планете. На каждый вид, сохранившийся в горных породах, приходится сотни, а возможно, и тысячи вымерших видов, не оставивших после себя никаких следов. Эта крайняя и очень прискорбная неполнота палеонтологических данных, на которую нельзя указывать слишком часто, легко объяснима. Она абсолютно неизбежна в условиях окаменения организмов. Отчасти она объясняется и неполнотой наших знаний в этой области. Следует помнить, что подавляющее большинство слоистых пород, составляющих земную кору, еще не открыто. Мы располагаем лишь несколькими образцами бесчисленных окаменелостей, погребенных в огромных горных хребтах Азии и Африки. Только часть Европы и Северной Америки была тщательно исследована. Все известные нам окаменелости, конечно, не составляют и сотой части тех останков, которые действительно погребены в земной коре. Поэтому мы можем рассчитывать на богатый урожай в будущем в отношении этой науки. Однако наши палеонтологические доказательства (по причинам, которые я полностью объяснил в шестнадцатой главе "*Истории творения*") всегда будут несовершенны.

Второй главный источник доказательств, онтогенез, не менее неполноценен. Это самый важный источник для специальной филогении; но он имеет большие недостатки и часто нас подводит. Мы должны, прежде всего, четко различать палингенетические и ценогенетические явления. Мы никогда не должны забывать, что законы свернутой и нарушенной наследственности часто делают первоначальный ход развития почти неузнаваемым. Повторение филогенеза в онтогенезе лишь в некоторых случаях бывает достаточно полным и никогда не бывает полностью завершенным. Как правило, именно самые ранние и важные эмбриональные стадии больше всего страдают от изменений и сгущения. Ранние эмбриональные формы должны были приспособиться к новым обстоятельствам, и поэтому подверглись изменениям. Борьба за существование оказала

такое же глубокое влияние на свободно движущиеся и еще незрелые молодые формы, как и на взрослые. Поэтому в эмбриологии высших животных, особенно в эмбриологии кеногенеза, палингенез значительно ограничен; сегодня это, как правило, лишь блеклая и сильно измененная картина первоначальной эволюции предков животных. Делать выводы от эмбриональных форм к стволу истории можно лишь с величайшей осторожностью и дискриминацией. Более того, само эмбриональное развитие полностью изучено лишь у нескольких видов.

Наконец, третий и самый ценный источник доказательств - сравнительная анатомия - также, к сожалению, очень несовершенен, по той простой причине, что все ныне живущие виды животных - это лишь малая часть огромной популяции, обитавшей на нашей планете с момента зарождения жизни. Мы можем с уверенностью сказать, что их общее число превышает миллион видов. Число животных, устройство которых до сих пор изучалось в сравнительной анатомии, пропорционально очень мало. И здесь будущие исследования принесут неисчислимы сокровища. Но пока, ввиду явной неполноты наших основных источников доказательств, мы, естественно, должны быть осторожны и не делать слишком большого акцента в филогении человека на конкретных животных, которых мы изучили, и не рассматривать все различные стадии развития с одинаковой уверенностью как стволы формы.

В своих первых попытках построить серию предков человека я составил список, состоящий сначала из десяти, а затем из двадцати-тридцати форм, которые можно с большей или меньшей степенью уверенности считать животными предками человеческой расы, или стадиями, которые в некотором смысле отмечают главные участки в длинной истории эволюции от одноклеточного организма до человека. Из этих двадцати-тридцати стадий десять-двенадцать относятся к старшей группе беспозвоночных, а восемнадцать-двадцать - к младшему отделу позвоночных.

Приступая к трудной задаче установления эволюционной последовательности этих тридцати предков человечества с момента зарождения жизни и решаясь приподнять завесу, закрывающую самые ранние тайны истории Земли, мы, несомненно, должны искать первые живые существа среди удивительных организмов, которые мы называем Monera; это самые простые из известных нам организмов - фактически, самые простые, которые мы можем себе представить. Все их тело состоит всего лишь из простой частицы или глобулы бесструктурной плазмы или плазмона. Открытия последних четырех десятилетий привели нас к уверенности в том, что везде, где в естественном организме происходят жизненно важные процессы питания, размножения, волевого движения и ощущений, мы имеем дело с действием азотистого углеродного соединения химической группы альбуминоидов; эта плазма (или протоплазма) является материальной основой всех жизненных функций. Рассматриваем ли мы функцию в монистическом смысле как непосредственное действие материального субстрата, или принимаем материю и силу за разные вещи в дуалистическом смысле, несомненно, что мы еще не нашли ни одного живого организма, в котором осуществление жизненных функций не было бы неразрывно связано с плазмой.

Мягкий слизистый плазмон тела монерона обычно называют "протоплазмой" и отождествляют с клеточным веществом обычных растительных и животных клеток. Но мы должны, чтобы быть точными, различать плазмон цитодов и протоплазму клеток. Это различие имеет огромное значение для целей эволюции. Как я уже не раз говорил, мы должны признать две различные стадии развития этих "элементарных организмов", или плазмид ("строителей"), которые представляют собой конечные единицы органической индивидуальности. Более ранняя и низкая стадия - это неядерные цитоды, тело которых

состоит только из одного вида альбуминовой материи - однородного пластона или "формирующего вещества". Более поздней и высокой стадией являются нуклеированные клетки, в которых мы видим дифференциацию исходного пластона на два различных формообразующих вещества - кариоплазму ядра и цитоплазму тела клетки (ср. с. 37 и 42).



Рис. 226-Хроококк **малый** (*Nägeli*), увеличенный. Фитомонерон, глобулярные пластиды которого выделяют студенистую бесструктурную мембрану. Неядерная глобула плазмы (голубовато-зеленого цвета) увеличивается путем простого расщепления (a-d).

Монеры - это постоянные цитоды. Все их тело состоит из мягкого, бесструктурного плазмона. Как бы тщательно мы ни исследовали его с помощью наших лучших химических реактивов и самых мощных микроскопов, мы не можем найти в нем ни определенных частей, ни анатомической структуры. Таким образом, Монеры - это буквально организмы без органов; по сути, с философской точки зрения они вообще не являются организмами, поскольку у них нет органов. Их можно назвать организмами только в том смысле, что они способны выполнять жизненно важные функции питания, размножения, ощущения и движения. Если попытаться представить себе простейший возможный организм, то получится что-то вроде монеры.

Монеры, которые мы встречаем сегодня в различных формах, делятся на две группы по характеру питания - *фитомонеры* и *зоомонеры*; с физиологической точки зрения первые являются простейшими представителями растительного (*фитон*) царства, а вторые - животного (*зоон*) мира. Фитомонады, особенно в их простейшей форме - хромовых (*Phycochromasea* или *Cyanophysea*), являются самыми примитивными и древнейшими из живых организмов. Типичный род *Chroococcus* (рис. 226) представлен несколькими пресноводными видами и часто образует очень нежный голубовато-зеленый налет на камнях и древесине в прудах и канавах. Он состоит из круглых светло-зеленых частиц диаметром от 1/7000 до 1/2500 дюйма.

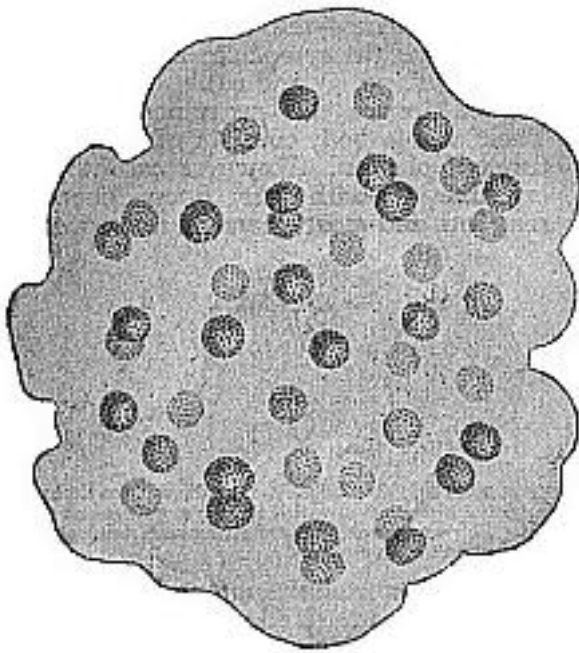


Рис. 227-Aphanocapsa **primordialis** (Nägeli), увеличенный. Фитомонерон, круглые пластиды которого (голубовато-зеленого цвета) выделяют бесформенную студенистую массу, в которой неядерные цитоды непрерывно увеличиваются путем простого расщепления.

Вся жизнь этих однородных глобул плазмы состоит из простого роста и размножения путем расщепления. Когда крошечная частица достигает определенного размера за счет непрерывного поглощения неорганических веществ, она делится на две равные половины, сужаясь посередине. Образовавшиеся таким образом две дочерние монары немедленно начинают аналогичный жизненный процесс. То же самое происходит с коричневой *Procytella primordialis* (ранее называвшейся *Protococcus marinus*); она образует большие массы плавающего вещества в арктических морях. Крошечные плазмоглобулы этого вида имеют зеленовато-коричневый цвет и диаметр от 1/10 000 до 1/5000 дюйма. У простейших *Chroococcaceae* нет мембраны, но мы находим ее у других представителей того же семейства; у *Aphanocapsa* (рис. 227) оболочки социальных пластид объединяются; у *Glæcapsa* они сохраняются на протяжении нескольких поколений, так что маленькие плазмоглобулы заключены во множество слоев мембраны.

Следующими за хромацеями идут бактерии, которые произошли от них в результате замечательного изменения питания, которое дает нам простое объяснение дифференциации растений и животных в царстве протистов. Хромацеи строят свою плазму непосредственно из неорганических веществ; бактерии питаются органическими веществами. Следовательно, если логически разделить царство протистов на плазмообразующих *Protophyta* и потребляющих плазму *Protozoa*, мы должны отнести бактерии к последним; совершенно нелогично описывать их, как это до сих пор часто делается, как *Schizomycetes*, и относить их к настоящим грибам. Бактерии, как и хромацеи, не имеют ядра. Как известно, они играют важную роль в современной биологии как возбудители брожения и гниения, туберкулеза, тифа, холеры и других инфекционных заболеваний, а также как паразиты и т. д. Но мы не можем сейчас задерживаться на рассмотрении этих очень интересных особенностей; бактерии не имеют никакого отношения к генеалогическому древу человека.

Теперь мы можем перейти к рассмотрению замечательной *Protamoeba*, или безъядерной *Amoeba*. В первом томе я уже указывал на огромное значение обычной *Amoeba* в связи с

несколькими важными вопросами общей биологии. Крошечные *Protamœbæ*, которые встречаются как в пресной, так и в соленой воде, имеют такую же бесформенную форму и нерегулярные движения своего простого голого тела, как и настоящие *Amœbæ*; но они очень существенно отличаются от них тем, что не имеют ядра в своем клеточном теле. Короткие, тупые, похожие на пальцы отростки, выступающие на поверхность ползучего *Protamœba*, служат для добывания пищи, а также для передвижения. Размножаются они простым расщеплением (рис. 228).

Следующим этапом после простых цитоформ *Monera* в генеалогии человечества (и всех других животных) является простая клетка, или самая рудиментарная форма клетки, которую мы находим в виде *Amœba*, живущей самостоятельно и по сей день. Самый ранний процесс неорганической дифференциации в бесструктурном теле *Monera* привел к его разделению на две различные субстанции - кариоплазму и цитоплазму. Кариоплазма - это внутренняя и более твердая часть клетки, вещество ядра. Цитоплазма - внешняя и более мягкая часть, вещество тела клетки. Благодаря этой важной дифференциации пластана на ядро и тело клетки, из бесструктурного цитода развилась организованная клетка, а из безъядерной пластиды - нуклеированная. То, что первые клетки, появившиеся на Земле, образовались из *Monera* в результате такой дифференциации, кажется нам единственно возможным с учетом современного состояния науки. Сегодня мы имеем прямой пример этого самого раннего процесса дифференциации в онтогенезе многих низших протистов (например, *Gregarinæ*).

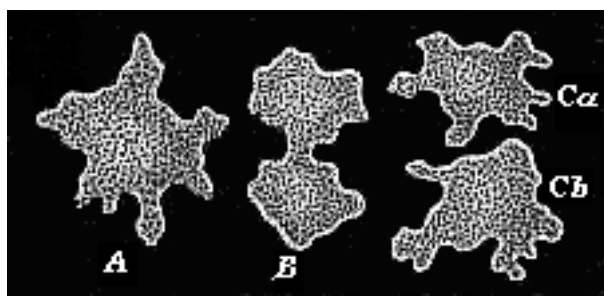


Рис. 228 - **Монерон (*Protamœba*)** в процессе размножения. *A* Весь монерон, движущийся, как обычная амеба, путем выбрасывания изменчивых отростков. *B* Он делится на две половины сужением посередине. *C* Обе половины разделяются, и каждая становится самостоятельной особью. (Сильно увеличено.)

Одноклеточная форма, которую мы имеем в яйцеклетке, уже была описана как воспроизведение соответствующей одноклеточной формы стебля, и ей мы приписываем организацию *Amœba* (см. главу VI). Амеба неправильной формы, которую мы находим независимо живущей до сих пор в пресной и соленой воде, является наименее определенным и наиболее примитивным из всех одноклеточных *Protozoa* (рис. 16). Поскольку неполовозрелые яйцеклетки (*протова*, которые мы находим в яичниках животных) невозможно отличить от обычных *Amœbæ*, мы должны рассматривать *Amœba* как примитивную форму, которая воспроизводится на эмбриональной стадии яйцеклетки *amœboïd* и по сей день, в соответствии с биогенетическим законом. В доказательство поразительного сходства этих двух клеток я уже указывал, что яйцеклетки многих губок раньше считались паразитическими *Amœbæ* (рис. 1.18). Крупные одноклеточные организмы, подобные *Amœbæ*, были обнаружены ползающими внутри тела губки, и их считали паразитами. Впоследствии выяснилось, что на самом деле это яйцеклетки губки, из которых развиваются эмбрионы. На самом деле, эти губки настолько похожи на многих *Amœbæ* по размеру, форме, характеру ядра и движению псевдоподий, что их невозможно отличить, не зная их последующего развития.

Наша филогенетическая интерпретация яйцеклетки и сведение ее к некоей древней предковой форме amœboïd дают ответ на старую проблему: "Что было первым, яйцо или птенец?". Теперь мы можем дать очень простой ответ на эту загадку, с помощью которой наши оппоненты часто пытались загнать нас в угол. Яйцо появилось задолго до птенца. Мы, конечно, не имеем в виду, что яйцо с самого начала существовало как птичье яйцо, а как безразличная амебоидная клетка простейшего характера. Яйцо жило тысячи лет как самостоятельный одноклеточный организм - амёба. Яйцо, в современном физиологическом смысле этого слова, появилось только после того, как потомки одноклеточных протозооидов превратились в многоклеточных животных и прошли половую дифференциацию. Уже тогда яйцо было сначала яйцом гастрита, потом яйцом платоды, потом яйцом вермалии и яйцом хордони, позже - яйцом акрании, потом яйцом рыбы, яйцом амфибии, яйцом рептилии и, наконец, птичьим яйцом. Птичье яйцо, с которым мы сталкиваемся ежедневно, - это самый сложный исторический продукт, результат бесчисленных наследственных процессов, происходивших на протяжении миллионов лет.

Самыми ранними предками нашей расы были простейшие Protophyta, из которых впоследствии развились наши протозойные предки. С морфологической точки зрения и растительные, и животные протисты были простыми организмами, особями первого порядка, или пластидами. Все наши более поздние предки - это сложные организмы, или особи более высокого порядка - социальные агрегаты, состоящие из множества клеток. Самые ранние из них, *Moræada*, которые представляют собой третью стадию в нашей генеалогии, - это очень простые ассоциации однородных, индифферентных клеток - недифференцированные колонии социальных Amœbæ или Infusoria. Чтобы понять природу и происхождение этих простейших колоний, нам достаточно проследить шаг за шагом за первыми эмбриональными продуктами стволовой клетки. У всех Metazoa первым эмбриональным процессом является повторное расщепление стволовой клетки, или первой сегментационной клетки (рис. 229). Мы уже полностью рассмотрели этот процесс и выяснили, что все его различные формы можно свести к одному типу - первоначальной равной или первичной сегментации (см. главу VIII). В генеалогическом древе позвоночных эта палингенетическая форма сегментации сохранилась только у амфиокса, у всех остальных позвоночных кеногенетически измененные формы расщепления. В любом случае, последние развились из первых, и поэтому сегментация яйцеклетки у амфиокса представляет для нас большой интерес (см. рис. 38). В результате этого многократного расщепления образуется круглое скопление клеток, состоящее из однородных, индифферентных клеток простейшего характера (рис. 230). Это скопление называется *морулой* (= тутовый зародыш) из-за его сходства с туковой ягодой или ежевикой.

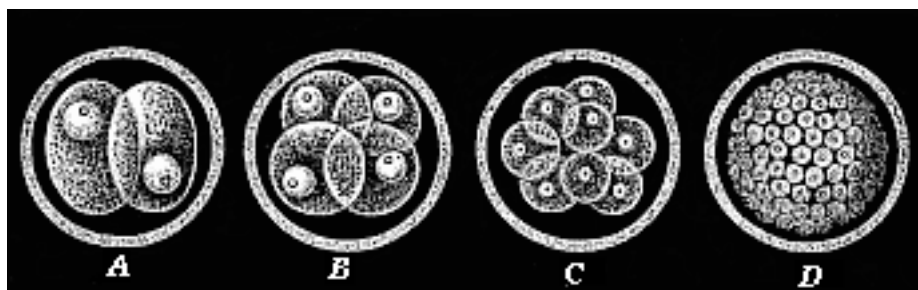


Рис. 229 - Первородная **яйцеклетка - расщепление**. Стволовая клетка или цитула, образующаяся при оплодотворении яйцеклетки, делится путем повторяющегося регулярного расщепления сначала на две (A), затем на четыре (B), затем на восемь (C) и, наконец, на большое количество сегментированных клеток (D).

Очевидно, что эта морула воспроизводит для нас простую структуру многоклеточного животного, сменившего одноклеточную амебоидную форму в ранний лаврентьевский период. В соответствии с биогенетическим законом, морула напоминает предковую форму *Moræa*, или простой колонии *Protozoa*. Первые сформировавшиеся клеточные сообщества, которые заложили ранний фундамент высшего многоклеточного организма, должны были состоять из однородных и простых амебоидных клеток. Древнейшие *Amœbæ* жили изолированно, и даже амебоидные клетки, образовавшиеся в результате сегментации этих одноклеточных организмов, должны были долгое время продолжать жить независимо. Но постепенно рядом с этими эремитическими простейшими возникли небольшие сообщества *Amœbæ*, причем сестринские клетки, образовавшиеся в результате расщепления, оставались соединенными вместе. Преимущества в борьбе за жизнь, которые эти сообщества имели по сравнению с изолированными клетками, способствовали их образованию и дальнейшему развитию. Сегодня мы находим множество таких клеточных колоний или сообществ как в пресной, так и в соленой воде. Они принадлежат к различным группам как *Protophyta*, так и *Protozoa*.

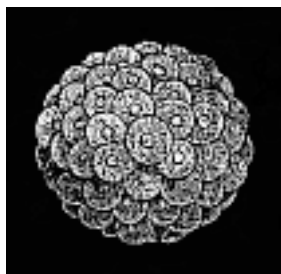


Рис. 230-Морула, или **тутовый зародыш**.

Чтобы иметь некоторое представление о тех предках нашей расы, которые филогенетически сменили *Moræada*, нам достаточно проследить дальнейшее эмбриональное развитие морулы. Мы видим, что социальные клетки круглого скопления выделяют внутри своего шаровидного тела нечто вроде желе или водянистой жидкости, а сами поднимаются на его поверхность (рис. 29 F, G). Таким образом, твердый зародыш тутовника превращается в полую сферу, стенка которой состоит из одного слоя клеток. Этот слой мы называем *бластодермой*, а саму сферу - *бластулой*, или эмбриональной везикулой.

Эта интересная бластула очень важна. Превращение морулы в полый шар происходит по тем же принципам первоначально в самых разных стебельках, например, у многих зоофитов и червей, асцидий, многих иглокожих и моллюсков, а также у амфиокса. Более того, у тех животных, у которых мы не находим настоящей палингенетической бластулы, дефект явно обусловлен кеногенетическими причинами, такими как формирование пищевого желтка и других эмбриональных адаптаций. Поэтому мы можем заключить, что онтогенетическая бластула - это воспроизведение очень ранней филогенетической предковой формы и что все *Metazoa* произошли от общей стволовой формы, которая в основном была построена как бластула. У многих низших животных бластула развивается не внутри плодных оболочек, а в открытой воде. В этих случаях каждая бластодермическая клетка уже на ранней стадии начинает выдвигать один или несколько подвижных волосовидных отростков; тело плавает за счет вибрационного движения этих ресничек или хлыстов (рис. 29 F).

Как в море, так и в пресной воде мы до сих пор находим различные виды примитивных многоклеточных организмов, которые по своему строению существенно напоминают бластулу и в определенном смысле могут рассматриваться как постоянные бластулообразные формы - полые пузырьки или студенистые шарики, стенка которых

состоит из одного слоя реснитчатых однородных клеток. Подобные "бластэады" есть даже среди Protophyta - знакомая нам Volvocina, которую раньше относили к инфузориям. Обыкновенная *вольвокс глобатор* встречается в прудах весной - маленькая, зеленая, студенистая глобула, плавающая с помощью взмахов своих ресничек, которые попарно поднимаются из клеток на ее поверхности. У аналогичной *Halosphæra viridis*, которую мы находим в морском планктоне (плавающее вещество), ряд зеленых клеток образует простой слой на поверхности студенистого шара; но в этом случае реснички отсутствуют.

Некоторые инфузории класса жгутиковых (*Signura*, *Magosphæra* и др.) сходны по строению с этими растительными скоплениями, но отличаются от них животным питанием; они образуют особую группу *Catallacta*. В сентябре 1869 года я изучал развитие одного из этих изящных животных на острове Гис-Оэ, у берегов Норвегии (*Magosphæra planula*), рис. 2.231 и 2.232). Полностью сформировавшееся тело представляет собой студенистый шар, стенка которого состоит из тридцати двух - шестидесяти четырех реснитчатых клеток; оно свободно плавает в море. После достижения зрелости сообщество распадается. Затем каждая клетка некоторое время живет самостоятельно, растет и превращается в ползучую амебу. Затем она сокращается и покрывается бесструктурной мембраной. После этого клетка выглядит как обычная яйцеклетка животного. Пробы в таком состоянии некоторое время, клетка делится на две, четыре, восемь, шестнадцать, тридцать две и шестьдесят четыре клетки. Они складываются в круглый пузырек, выбрасывают вибрирующие реснички, разрывают капсулу и плавают в той самой магосферической форме, с которой мы начали. На этом жизненный цикл этого удивительного и поучительного животного завершен.

Если сравнить эти постоянные бластулы со свободно плавающими реснитчатыми личинками или бластулами аналогичного строения многих низших животных, то можно с уверенностью заключить, что существовала очень ранняя и давно исчезнувшая общая стволовая форма, имевшая в основном такое же строение, как и бластула. Мы можем назвать ее *бластулой*. Когда она полностью сформировалась, ее тело представляло собой простой полый шар, заполненный жидкостью или бесструктурным желе, стенка которого состояла из одного слоя реснитчатых клеток. Вероятно, в лаврентьевский период существовало множество родов и видов этих бластеад, образующих особый класс морских протистов.

Интересно, что и в растительном царстве простая полая сфера является элементарной формой многоклеточного организма. На поверхности и под поверхностью моря (на глубине до 2000 ярдов) плавают зеленые шарики, стенка которых состоит из одного слоя хлорофиллсодержащих клеток. Ботаник Шмитц в 1879 году дал им название *Halosphæra viridis*.

Следующей стадией после *Blastæa* и шестой в нашем генеалогическом древе является *Gastræa*, которая развивается из нее. Как мы уже видели, эта предковая форма имеет особое значение. То, что она когда-то существовала, с уверенностью доказывает гастрюла, которую мы временно находим в онтогенезе всех Metazoa (рис. 29 J, K). Как мы видели, первоначальная, палингенетическая форма гастрюлы представляет собой круглое или овальное одноосное тело, простая полость которого (примитивная кишка) имеет отверстие на одном полюсе своей оси (примитивный рот). Стенка кишечника состоит из двух слоев клеток, которые являются первичными зародышевыми слоями - кожным слоем животных (эктодермой) и кишечным слоем растительных организмов (энтодермой).

Фактическое онтогенетическое развитие гастрюлы из бластулы служит убедительным доказательством филогенетического происхождения *Gastræa* от *Blastæa*. На одной из сторон шаровидной бластулы появляется ямкообразное углубление (рис. 29 H). В конце

концов эта инвагинация заходит так далеко, что наружная или инвагинированная часть бластодермы вплотную прилегает к внутренней или неинвагинированной части (рис. 29 J). Объясняя филогенетическое происхождение гастролы в свете этого онтогенетического процесса, мы можем предположить, что однослойное клеточное сообщество бластодермы начало принимать пищу в большей степени на одном определенном участке своей поверхности. Естественный отбор постепенно привел бы образованию углубления или ямки в этом алиментарном месте на поверхности шара. Углубление становилось все глубже и глубже. Со временем растительная функция приема и переваривания пищи ограничилась бы клетками, выстилающими эту яму, а остальные клетки занялись бы животными функциями - локомоцией, чувствительностью и защитой. Это было первое разделение труда среди первоначально однородных клеток бластемы.

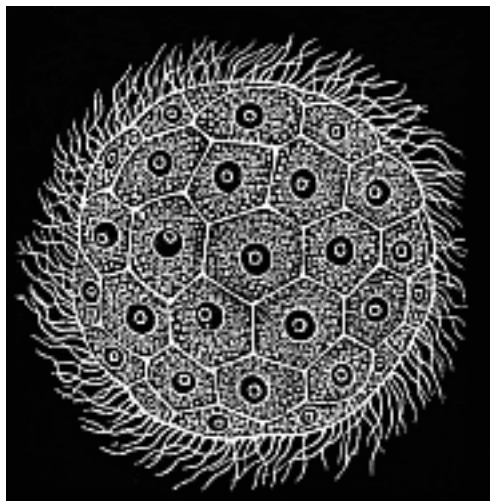


Fig. 231

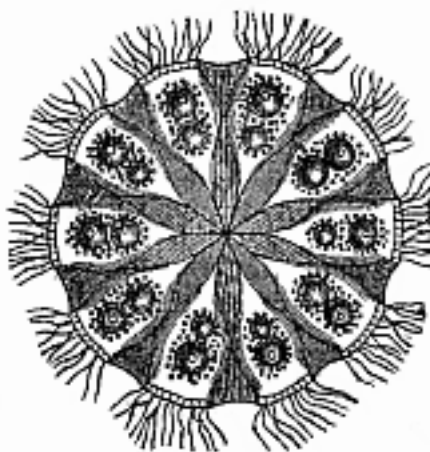


Fig. 232

Рис. 231 - **Норвежская планула *Magosphæra***, плавающая с помощью ресничек на своей поверхности.

Рис. 232 - То же самое, показывающее, как грушевидные клетки в центре студенистого шара соединены волокнистым отростком. Каждая клетка имеет сократительную вакуоль, а также ядро.

Таким образом, результатом этой самой ранней гистологической дифференцировки стало образование двух различных видов клеток - питательных клеток в углублении и двигательных клеток на поверхности снаружи. Но это повлекло за собой разделение двух первичных зародышевых слоев - очень важный процесс. Если вспомнить, что даже тело человека со всеми его разнообразными частями и тело всех других высших животных изначально построено из этих двух простых слоев, мы не можем слишком сильно подчеркивать филогенетическое значение этой гастрюляции. В простом примитивном кишечнике или желудочной полости гастролы и ее рудиментарном рте мы имеем первый настоящий орган животного каркаса в морфологическом смысле; все остальные органы были развиты из них впоследствии. В действительности все тело гастролы - это просто "примитивная кишка". Я уже показывал (главы VIII и XIX), что двухслойные зародыши всех Metazoa могут быть сведены к этой типичной гастроле. Этот важный факт позволяет нам заключить, в соответствии с биогенетическим законом, что их предки также филогенетически развивались из аналогичной стволовой формы. Эта древняя стволовая форма и есть гастрала.

Вероятно, в лаврентьевский период *gastræa* обитала в море, плавая в воде с помощью ресничной оболочки, как это делают сегодня свободноживущие ресничные гастролы. Вероятно, она отличалась от существующих гастрол только в одном существенном пункте,

хотя и вымерла миллионы лет назад. На основании сравнительной анатомии и онтогенеза у нас есть основания полагать, что она размножалась половым путем, а не только бесполом (расщеплением, геммацией и спорами), как это, несомненно, происходило у более ранних предков. Некоторые из клеток первичных зародышевых слоев, вероятно, стали яйцеклетками, а другие - оплодотворяющими сперматозоидами. В основе этих гипотез лежит тот факт, что простейшие формы полового размножения мы находим и сегодня у некоторых из ныне живущих гастролитов и других низших животных, особенно у губок.

Тот факт, что до сих пор существуют различные виды гастролитов, или низших Metazoa, с организацией немного выше, чем у гипотетических гастролитов, является сильным аргументом в пользу нашей теории. Видов этих живых гастр не так уж много, но их морфологический и филогенетический интерес настолько велик, а промежуточное положение между Protozoa и Metazoa настолько поучительно, что я давно (1876) предложил выделить из них особый класс. В этом классе я выделил три порядка - Gastremaria, Physemaria и Cyemaria (или Dicyemida). Но мы могли бы рассматривать эти три порядка как множество независимых классов в примитивном стебле гастреад.

Gastremaria и Cyemaria, главные из этих живых гастреад, - маленькие Metazoa, живущие паразитически внутри других Metazoa, и, как правило, от 1/50 до 1/25 дюйма в длину, часто гораздо меньше (рис. 233, 1-15). Их мягкое тело, лишенное скелета, состоит из двух простых слоев клеток - первичных зародышевых слоев; наружный из них густо покрыт длинными волосовидными ресничками, с помощью которых паразиты плавают в различных полостях своего хозяина. Внутренний зародышевый слой поставляет половые продукты. Чистый тип оригинальной гастролы (или *архигастролы*, рис. 29 I) можно увидеть в *Pemmatodiscus gastrulaceus*, которую Монтичелли обнаружил в зонтике большой медузы (*Pilema pulmo*) в 1895 году; выпуклая поверхность этого студенистого зонтика была покрыта множеством прозрачных пузырьков от 1/25 до 1/8 дюйма в диаметре, в жидком содержимом которых плавали маленькие паразиты. Чашеобразное тело *Pemmatodiscus* (рис. 233, 1) иногда довольно плоское и имеет форму шляпы или конуса, в других случаях почти изогнуто в полукруг. Простая полость чашечки, примитивная кишка (g), имеет узкое отверстие (o). Кожный слой (e) состоит из длинных тонких цилиндрических клеток, несущих длинные вибрирующие волоски; он отделен тонкой бесструктурной студенистой пластинкой (f) от висцерального или кишечного слоя (i), призматические клетки которого гораздо меньше и не имеют ресничек. *Pemmatodiscus* размножается бесполом путем, простым продольным расщеплением; по этой причине его недавно стали рассматривать как представителя особого порядка гастреад (*Mesogastrina*).

Вероятно, близким родственником *Pemmatodiscus* является *Kunstleria Gruveli* (рис. 233, 2). Она живет в полости тела *Vermalia* (Sipunculida) и отличается от первой отсутствием ресничек ни на крупных эктодермических клетках (e), ни на мелких энтодермических (i); зародышевые слои разделены толстой, чашеобразной, студенистой массой, которую называют "прозрачной везикулой" (f). Примитивный рот окружен темным кольцом, несущим очень сильные и длинные вибрирующие реснички, которые влияют на плавательные движения.

Pemmatodiscus и *Kunstleria* могут быть включены в семейство Gastremaria. К этим гастреадам с открытым кишечником близкородственны *Orthonectida* (*Rhopalura*, рис. 233, 3-5). Они живут паразитически в полости тела иглокожих (*Ophiura*) и вермалий; отличаются тем, что их примитивная кишечная полость не пуста, а заполнена энтодермическими клетками, из которых развиваются половые клетки. Эти гастреады бывают обоих полов, причем самец (рис. 3) меньше и имеет несколько иную форму, чем овальная самка (рис. 4).

Несколько похожие на них *Dicyemida* (рис. 6) отличаются от предыдущих тем, что их примитивная кишечная полость занята одной крупной энтодермической клеткой, а не тесной группой половых клеток. Эта клетка не дает половых продуктов, но впоследствии делится на множество клеток (спор), каждая из которых, не будучи оплодотворенной, вырастает в маленький зародыш. Дициемиды живут паразитически в полостях тела, особенно в почечных полостях, каракатиц. Они делятся на несколько родов, некоторые из которых отличаются наличием особых полярных клеток; тело иногда округлое, овальное или булабовидное, в других случаях - длинное и цилиндрическое. Род *Солосуема* (рис. 7-15) отличается от обычной *Dicyema* наличием четырех полярных пупырышков в форме креста, которые могут быть зарождающимися щупальцами.

Классификация *Суемерия* вызывает много споров; иногда их относят к паразитическим инфузориям (как *Opalina*), иногда к платодам или вермалиям, родственным сукцессионным червям или коловраткам, но выродившимся в результате паразитизма. Я придерживаюсь филогенетически важной теории, выдвинутой мною в 1876 году, согласно которой перед нами настоящие гастрэады, примитивные выжившие представители общей стволовой группы всех Metazoa. В борьбе за жизнь они нашли убежище в полости тела других животных.

Мелкие Cœlenteria, прикрепленные ко дну моря, которых я назвал *Physemaria* (*Haliphysema* и *Gastrophysema*), вероятно, образуют третий порядок (или класс) живых гастрэад. Род *Haliphysema* (рис. 234, 235) внешне очень похож на крупную ризоподу (описанную под тем же названием в 1862 году) из семейства *Rhabdamminida*, которую поначалу приняли за губку. Чтобы избежать путаницы с ними, я впоследствии дал им название *Prophysema*. Все зрелое тело *Prophysema* представляет собой простую цилиндрическую или овальную трубку с двухслойной стенкой. Полая часть трубки - это желудочная полость, а верхнее отверстие ее - рот (рис. 235 м).

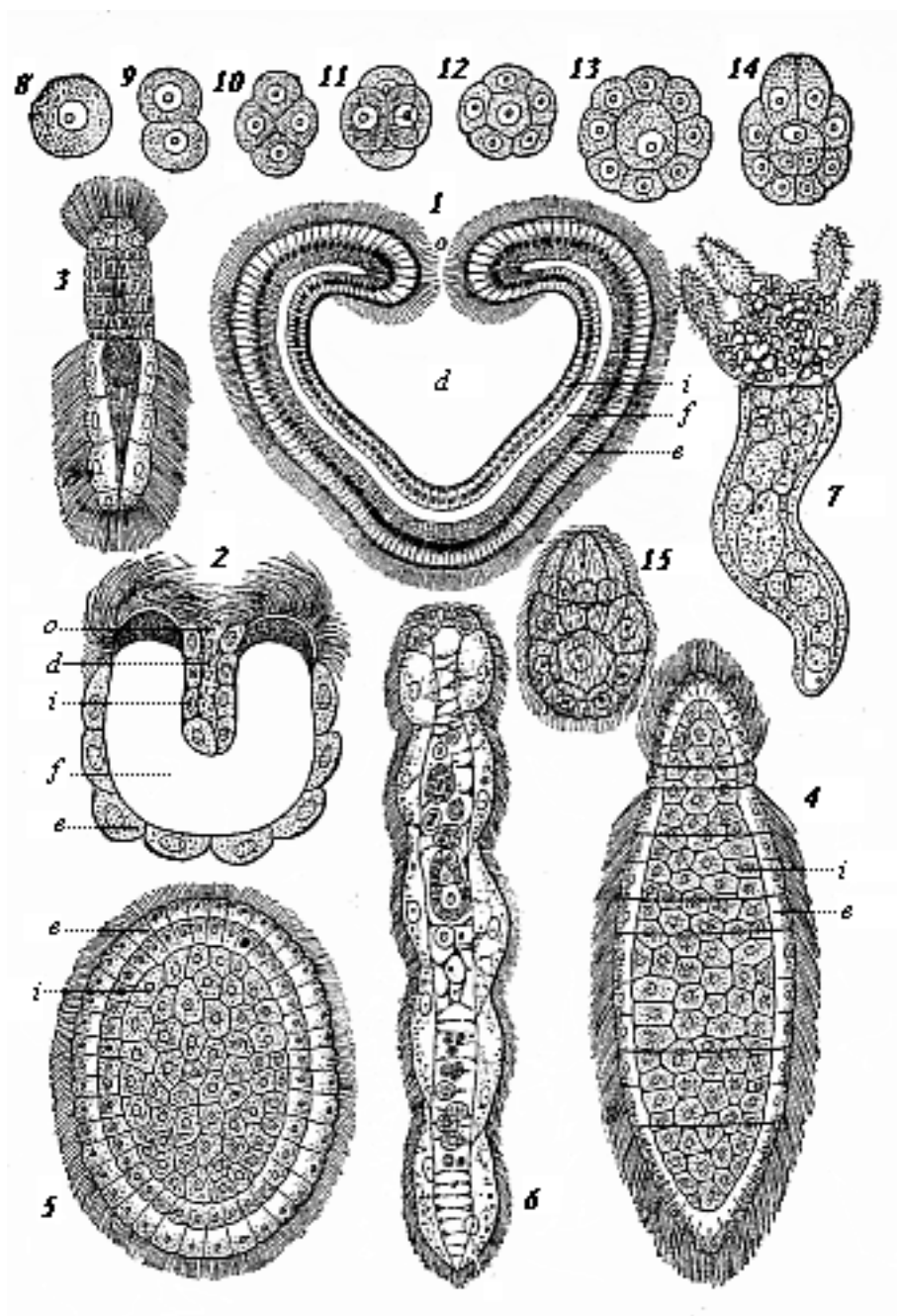


Рис. 233 - Современные **гастрономические блюда**. Рис. 1. **Pemmatodiscus gastrulaceus** (Monticelli), в продольном разрезе. Рис. 2. **Kunstleria gruveli** (Delage), в продольном разрезе. (Из Кунстлера и Грувеля.) Рис. 3-5. **Rhopalura Giardi** (Julin): Рис. 3 самец, Рис. 4 самка, Рис. 5 планула. Рис. 6. **Dicyema macrocephala** (Van Beneden). Рис. 7-15. **Conococcyema polymorpha** (Van Beneden): Рис. 7 - зрелый гастрэад, рис. 8-15 - гастрюляция. *d* - примитивный кишечник, *o* - примитивный рот, *e* - эктодерма, *i* - энтодерма, *f* - студенистая пластинка между *e* и *i* (опорная пластинка, бластоцель).

Два слоя клеток, образующих стенку трубки, - это первичные зародышевые слои. Эти рудиментарные зоофиты отличаются от плавающих гастрэад главным образом тем, что одним концом (противоположным рту) прикреплены ко дну моря.

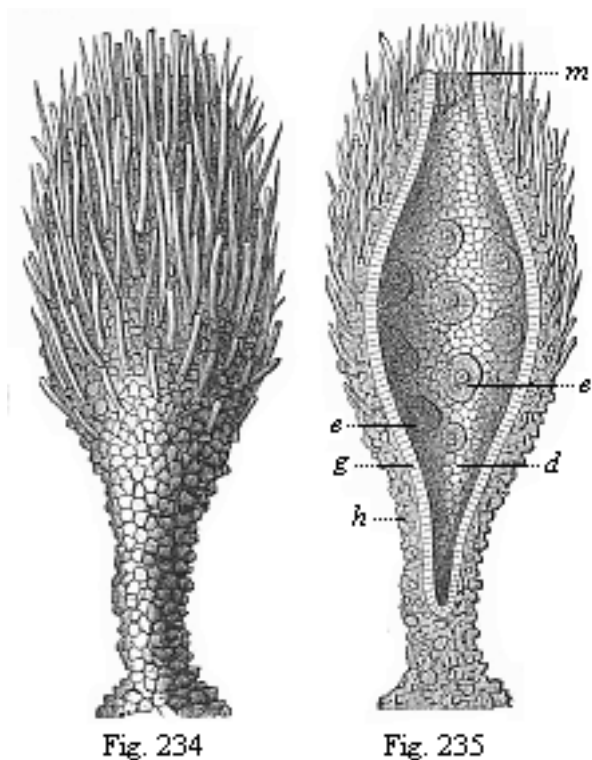


Рис. 234 и 235 - Профизема **примордиальная, живая гастрэада**. Рис. 234. Все веретенообразное животное (прикреплено внизу к дну моря. Рис. 235. То же в продольном разрезе. Прimitивный кишечник (*d*) открывается вверху примитивным ртом (*m*). Между реснитчатыми клетками (*g*) находятся амебоидные яйцеклетки (*e*). Кожный слой (*h*) покрыт песчинками снизу и губчатыми спикулами сверху.

У *Prophysema* примитивный кишечник представляет собой простую овальную полость, но у близкородственной *Gastrophysema* он разделен на две камеры поперечным сужением; задняя и меньшая камера сверху поставляет половые продукты, а передняя служит для пищеварения.

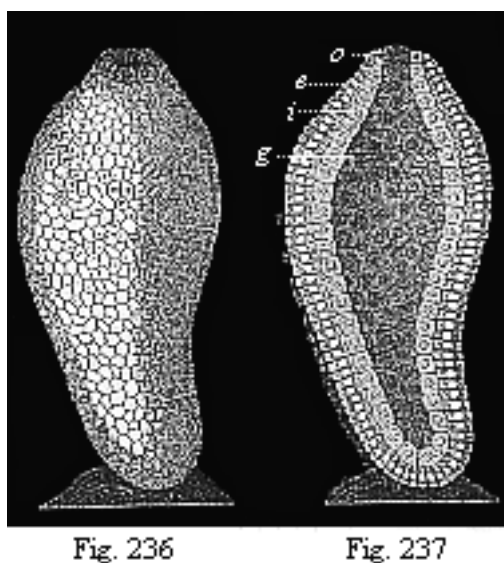


Рис. 236-237 - Аккула **гастрофиземы**, прикрепленной ко дну моря. Рис. 236 внешний вид, 237 продольный разрез. *g* примитивный кишечник, *o* примитивный рот, *i* висцеральный слой, *e* кожный слой. (Схема.)

Простейшие губки (*Olynthus*, рис. 238) имеют ту же организацию, что и *Physemaria*. Единственное существенное различие между ними заключается в том, что у губки тонкая двухслойная стенка тела пронизана множеством пор. Когда они закрыты, то напоминают *Physemaria*. Возможно, гастролиты, которых мы называем *Physemaria*, - это только *olynthi* с закрытыми порами. Аммокониды, или простые трубчатые песчаные губки глубоководных районов (*Ammolynthus* и др.), не отличаются от гастрэад ни по одному важному признаку, когда поры закрыты. В своей "Монографии о губках" (с шестьюдесятью табличками) я попытался аналитически доказать, что все виды этого класса филогенетически могут быть отнесены к общей стволовой форме (*Calcolynthus*).

Низшая форма *Cnidaria* также не далеко ушла от гастролитов. У интересного распространенного пресноводного полипа (*Hydra*) все тело представляет собой овальную трубку с двойной стенкой, только в этом случае рот имеет корону из щупалец. До их развития гидра похожа на асфулу (рис. 236, 237). Затем в ее эктодерме происходят небольшие гистологические дифференциации, хотя энтодерма остается единым пластом клеток. В толще эктодермы гидры мы находим первую дифференциацию эпителиальных и стрекательных клеток, а также мышечных и нервных клеток.



Рис. 238 - Олинтус, очень рудиментарная губка. Кусочек отрезан спереди.

Во всех этих рудиментарных живых клеточках половые клетки обоих типов - овальные и сперматозоиды - образуются у одной и той же особи; возможно, что древнейшие гастрэады были гермафродитами. Из сравнительной анатомии ясно, что гермафродитизм - сочетание обоих видов половых клеток в одной особи - является самой ранней формой половой дифференциации; разделение полов (гонохоризм) было гораздо более поздним явлением. Половые клетки первоначально отходили от края примитивного рта гастрюлята.

Глава XX.

НАШИ ЧЕРВЕОБРАЗНЫЕ ПРЕДКИ

Теория гастреи убедила нас в том, что все *Metazoa* или многоклеточные животные могут быть прослежены до общей стволовой формы - *Gastræa*. В соответствии с биогенетическим законом, мы находим убедительное доказательство этого в том, что двухслойные зародыши всех *Metazoa* могут быть сведены к примитивному общему типу - гастрюле. Как бесчисленные виды *Metazoa* развиваются в отдельности из простой эмбриональной формы гастрюлы, так и все они в прошлом произошли от общей стволовой формы *Gastræa*. Этот факт, а также то, что мы уже установили, что *Gastræa* развилась из полого пузырька однослойной *Blastæa*, а

та - из исходной одноклеточной стволовой формы, дает нам прочную основу для изучения эволюции. Четкий путь от стволовой клетки до гастролы представляет собой первый раздел нашей истории человеческого ствола (главы VIII, IX и XIX).

Второй отрезок, ведущий от гастролы к прохордонии, гораздо сложнее и непонятнее. Под *Prochordonia* мы понимаем древних и давно вымерших животных, существование которых доказывает важная эмбриональная форма хордулы (см. рис. 83-86). Из ныне живущих животных к этой эмбриональной структуре ближе всего низшие туникаты, копелята (*Appendicaria*) и личинки аскарид (*Ascidia*). Поскольку и туникаты, и позвоночные развиваются из одной и той же хордулы, мы можем предположить, что у обоих стеблей был соответствующий общий предок. Мы можем назвать эту группу хордовых *Chordæa*, а соответствующую группу стеблей - *Prochordonia* или *Prochordata*.

От этой важной стволовой группы неартикулированных *Prochordonia* (или "примитивных хордовых животных") дивергентно эволюционировали стволы туникат и позвоночных. Сейчас мы увидим, насколько обоснован этот вывод при современном состоянии морфологической науки.

Сначала нам предстоит ответить на сложный и много дискутировавшийся вопрос о развитии хордовых из брюхоногих; другими словами, "как и путем каких преобразований из простейших двуслойных Metazoa возникли характерные животные, напоминающие эмбриональную хорду, которые мы рассматриваем как общую стволовую форму всех хордовых, как туникатов, так и позвоночных?".

Версия о происхождении позвоночных от членистоногих отстаивалась рядом зоологов в течение последних тридцати лет с большим рвением, чем проницательностью; и, поскольку на эту тему написано огромное количество работ, мы должны в какой-то мере ее рассмотреть. Все три класса членистоногих последовательно удостоились чести считаться "настоящими предками" позвоночных: сначала аннелиды (земляные черви, пиявки и т. п.), затем ракообразные (крабы и т. п.) и, наконец, трахеиты (пауки, насекомые и т. п.). Самой популярной из этих гипотез была теория аннелид, которая выводила позвоночных из червей. Она была почти одновременно (в 1875 году) сформулирована Карлом Земпером из Вюрцбурга и Антоном Дорном из Неаполя. Последний выдвинул эту теорию первоначально в пользу неудачной теории дегенерации, с которой я имел дело в своей работе "*Цели и методы современной эмбриологии*".

Эта интересная теория дегенерации - много обсуждавшаяся в то время, но почти забытая сейчас - была сформирована в 1875 году с целью согласовать результаты эволюции и постоянно развивающегося дарвинизма с религиозной верой. Острая борьба, которую Дарвин вызвал реформацией теории происхождения в 1859 году и которая продолжалась в течение десятилетия с переменным успехом в каждой отрасли биологии, подходила к концу в 1870-1872 годах и вскоре закончилась полной победой трансформизма. Для большинства спорящих главным был не общий вопрос эволюции, а конкретный - "место человека в природе", "вопрос вопросов", как справедливо назвал его Хаксли. Вскоре каждому здравомыслящему человеку стало очевидно, что на этот вопрос можно ответить только в смысле нашего антропогенеза, признав, что человек произошел от длинного ряда позвоночных путем постепенного изменения и совершенствования.

Таким образом, реальное родство человека и позвоночных было признано всеми. Сравнительная анатомия и онтогенез говорили слишком ясно, чтобы их свидетельства можно было больше игнорировать. Но чтобы сохранить уникальное положение человека, а особенно догмат о личном бессмертии, ряд натурфилософов и теологов нашли

восхитительный способ спасения в "теории вырождения". Признав родство, они перевернули всю эволюционную теорию с ног на голову и смело заявили, что "человек - не самое высокоразвитое животное, а животные - это выродившиеся люди". Действительно, человек тесно связан с обезьяной и принадлежит к позвоночным, но цепочка его происхождения идет вверх, а не вниз. В начале "Бог создал человека по образу и подобию своему", как прообраз совершенного позвоночного; но вследствие первородного греха человеческий род опустился так низко, что от него ответвились обезьяны, а затем и низшие позвоночные. Когда эта теория вырождения была последовательно развита, ее сторонники были вынуждены утверждать, что все животное царство произошло от развращенных детей людей.

Эту теорию наиболее рьяно отстаивал католический священник и натурфилософ Микелис в своей *"Хеккелогонии": Академический протест против антропогонии Хеккеля* (1875). В еще более "академической" и несколько мистической форме теорию выдвинул натурфилософ старой йенской школы - математик и физик Карл Снелл. Но главную поддержку с зоологической стороны она получила от Антона Дорна, который с особым умением поддерживал антропоцентрические идеи Снелля. Амфиокс, которого современная наука почти единодушно считает настоящим примитивным позвоночным, древней моделью первоначального строения позвоночных, является, по мнению Дорна, поздним, выродившимся потомком стебельчатых, "блудным сыном" семейства позвоночных. Он произошел от циклостомы путем глубокой дегенерации, а та, в свою очередь, от рыб; даже *Ascidia* и все *Tunicates* - это всего лишь дегенеративные рыбы! Следуя этой любопытной теории, Дорн стал оспаривать общее мнение, что *Cœlenterata* и черви являются "низшими животными"; он даже заявил, что одноклеточные *Protozoa* - это выродившиеся *Cœlenterata*. По его мнению, "дегенерация - это великий принцип, который объясняет существование всех низших форм".

Если бы эта теория Мишелиса-Дорна была верна, и все животные действительно были бы выродившимися потомками изначально совершенного человечества, человек, несомненно, стал бы истинным центром и целью всей земной жизни; его антропоцентрическая позиция и его бессмертие были бы спасены. К сожалению, эта заслуживающая доверия теория находится в таком вопиющем противоречии со всеми известными фактами палеонтологии и эмбриологии, что больше не заслуживает серьезного научного рассмотрения.

Но не лучше обстоит дело и с обсуждаемым происхождением позвоночных от аннелид, которое впоследствии с большим рвением отстаивал Дорн. В последние годы от этой гипотезы, поднявшей столько пыли и споров, полностью отказалось большинство компетентных зоологов, даже те, кто когда-то ее поддерживал. Ее главный сторонник, Дорн, в 1890 году признал, что она "мертва и похоронена", и сделал смущенное опровержение в конце своих *"Исследований ранней истории позвоночных"*.

Теперь, когда гипотеза аннелид "мертва и похоронена", а другие попытки вывести позвоночных из *Medusæ*, иглокожих или моллюсков оказались одинаково безуспешными, остается только одна гипотеза для ответа на вопрос о происхождении позвоночных - гипотеза, которую я выдвинул тридцать шесть лет назад и назвал "гипотезой хордони". Ввиду ее обоснованности и глубокого значения она вполне может претендовать на звание *теории* и поэтому должна быть названа теорией хордони или хордеи.

Впервые я выдвинул эту теорию в серии университетских лекций в 1867 году, на основе которых была написана *"История творения"*. В первом издании этой работы (1868) я попытался доказать на основе эпохальных открытий Ковалевского, что "из всех известных

нам животных туникаты, несомненно, являются ближайшими кровными родственниками позвоночных; они наиболее тесно связаны с *Vermalia*, от которых произошли позвоночные". Естественно, я имею в виду не то, что позвоночные произошли от туникат, а то, что эти две группы произошли от общего корня. Очевидно, что настоящие позвоночные (в первую очередь *Acrania*) в очень ранние времена произошли от группы червей, от которых в другом, регрессивном направлении произошли и выродившиеся *Tunicates*". Эта общая вымершая стволовая группа - *Prochordonia*; мы все еще имеем ее силуэт в хордуле-эмбрионе позвоночных и *Tunicates*; и она все еще существует независимо, в очень измененной форме, в классе *Copelata* (*Appendicaria*, рис. 225).

Наиболее ценную и компетентную поддержку теория хордовых получила от Карла Гегенбаура. Этот способный сравнительный морфолог отстаивал ее в 1870 году во втором издании своих "*Элементов сравнительной анатомии*"; в то же время он обратил внимание на важные отношения туникат к любопытному червю *Balanoglossus*: он справедливо рассматривает его как представителя особого класса червей, которых он назвал "кишечнодышащими" ("*Enteropneusta*"). Гегенбаур неоднократно указывал на тесную кровную связь туникат и позвоночных и блестяще объяснял причины, которые оправдывают гипотезу о происхождении этих двух стеблей от общего предка, несегментированного червеобразного животного с осевой хордой между спинной нервной и брюшной кишечной трубками.

Впоследствии эта теория получила значительную поддержку в исследованиях ряда выдающихся зоологов и анатомов, особенно К. Купфера, Б. Хатшека, Ф. Бальфура, Э. Ван Бенедена и Юлина. Поскольку "*Исследования развития амфиокса*" Хатшека дали нам полную информацию об эмбриологии этого низшего позвоночного, они стали настолько важны для нашей цели, что мы должны рассматривать их как документ первого ранга для ответа на рассматриваемый нами вопрос.

Онтогенетические факты, которые мы собрали у этого единственного выжившего представителя рода *Acrania*, тем более ценны для филогенетических целей, поскольку палеонтология, к сожалению, не проливает никакого света на происхождение позвоночных. Их беспозвоночные предки были мягкими организмами без скелета и, следовательно, неспособными к окаменению, как это до сих пор происходит с самыми низшими позвоночными - *Acrania* и *Cyclostoma*. То же самое относится и к большей части *Vermalia* или червеобразных животных, различные классы и порядки которых сильно различаются по строению. Отдельные группы этого богатого стебля - живые ветви огромного дерева, большая часть которого уже давно умерла, и у нас нет никаких ископаемых свидетельств о его ранней форме. Тем не менее, некоторые из сохранившихся групп очень поучительны и дают нам четкие указания на то, как хордонии развивались из вермалий, а те - из лентерей.

Пока мы ищем наиболее важные из этих палингенетических форм среди групп *Cœlenteria* и *Vermalia*, следует понимать, что ни одна из них не должна рассматриваться как неизменная или даже мало измененная копия вымершей стволовой формы. В одной группе сохранились одни черты, в другой - другие черты первоначальной организации, а другие органы получили дальнейшее развитие и характерные изменения. Поэтому здесь, более чем в любой другой части нашего генеалогического дерева, мы должны держать перед глазами *полную картину* развития и отделять несущественные вторичные явления от существенных и первичных. Сначала будет полезно указать на основные достижения в организации, благодаря которым простые *Gastræa* постепенно превратились в более развитых *Chordæa*.

Первую твердую точку отсчета мы находим в гастрале амфиокса (рис. 1.38). Ее билатеральный и трехосный тип указывает на то, что гаstralы - общие предки всех Metazoa - на ранней стадии разделились на две дивергентные группы. Одноосные Gastræa стали сидячими и дали начало двум стеблям - губкам и Cnidaria (последние сводятся к простым полипам, как гидра). Но трехосные Gastræa принимали определенную позу или направление тела в связи с плаванием или ползанием, и для поддержания этого было очень выгодно делить нагрузку поровну между двумя половинами тела (правой и левой). Так возникла типичная билатеральная форма, имеющая три оси. Такой же билатеральный тип встречается во всех наших искусственных средствах передвижения - тележках, кораблях и т. д.; он, безусловно, лучше всего подходит для перемещения тела в определенном направлении и устойчивом положении. Следовательно, естественный отбор рано развил этот билатеральный тип в одной из секций Gastræads и таким образом создал стволые формы всех билатеральных животных.

Билатеральная гастрала (Gastræa bilateralis), от которой мы можем считать билатеральную гастралу амфиокса палингенетическим воспроизведением, представляла собой двусторонний организм самых ранних Metazoa в его простейшей форме. Растительная энтодерма, выстилавшая их простую кишечную полость, служила для питания; реснитчатая эктодерма, формировавшая внешнюю кожу, занималась локомоцией и ощущениями; наконец, две примитивные клетки мезодермы, расположенные справа и слева на вентральной границе примитивного рта, были половыми клетками и осуществляли размножение. Для того чтобы понять дальнейшее развитие гаstralы, мы должны обратить особое внимание на: (1) тщательное изучение эмбриональных стадий амфиокса, которые находятся между гастралой и хордулой; (2) морфологическое изучение простейших Platodes (*Platodaria* и *Turbellaria*) и нескольких групп неартикулированных Vermalia (*Gastrotricha*, *Nemertina*, *Enteropneusta*).

Мы должны рассмотреть Platodes первыми, потому что они находятся на границе между двумя основными группами Metazoa, Coelenteria и Coelomaria. С первыми их объединяет отсутствие полости тела, ануса и сосудистой системы; со вторыми - билатеральный тип, наличие пары нефридиев или почечных каналов, а также формирование вертикального мозга или мозгового ганглия. В настоящее время принято выделять четыре класса Platodes: два свободноживущих класса - примитивные черви (*Platodaria*) и кольчатые черви (*Turbellaria*), и два паразитических класса - сукцессивные черви (*Trematoda*) и ленточные черви (*Cestoda*). Мы должны рассмотреть только первые два из этих классов; два других являются паразитами и произошли от первых путем адаптации к паразитическим привычкам и последующей дегенерации.

Примитивные черви (*Platodaria*) - это очень маленькие плоские черви простого строения, но представляющие большой морфологический и филогенетический интерес. До сих пор они, как правило, рассматривались как особый порядок *Turbellaria* и ассоциировались с *Rhabdocœla*; но они значительно отличаются от этих и всех других Platodes (плоских червей) отсутствием почечных каналов и специальной центральной нервной системы; структура их тканей также проще, чем у других Platodes. Большинство Platodes этой группы (*Aphanostomum*, *Amphichœrus*, *Convoluta*, *Schizoprora* и др.) - очень мягкие и нежные животные, плавающие в море с помощью ресничной оболочки, и очень маленькие (от 1/10 до 1/20 дюйма длиной). Их овальное тело без придатков иногда веретенообразное или цилиндрическое, иногда плоское и листовидное. Их кожа представляет собой слой реснитчатых клеток эктодермы. Под ней находится мягкое медуллярное вещество, состоящее из энтодермических клеток с вакуолями. Пища проходит через рот прямо в это

пищеварительное медуллярное вещество, в котором мы обычно не видим никакой постоянной кишечной полости (она может полностью разрушиться); поэтому эти примитивные *Platodes* были названы *Acoela* (без кишечной полости или coelom), или, более правильно, *Cryptocoela*, или *Pseudocoela*. Половые органы этих гермафродитных *Platodaria* очень просты - две пары нитей клеток, внутренние из которых (яичники, рис. 239 o) производят яйцеклетки, а внешние (сперматидии, s) - сперматозоиды. Эти гонады еще не являются самостоятельными половыми железами, а представляют собой дифференцированные в половом отношении группы клеток в медуллярном веществе, или, иначе говоря, части кишечной стенки. Их продукты, половые клетки, выводятся наружу двумя парами коротких каналов; отверстие самца (m) находится сразу за отверстием самки (f). У большинства *Platodaria* нет мускулистой глотки, которая очень развита у *Turbellaria* и *Trematoda*. Зато у них есть, как правило, перед или позади рта, луковицеобразный орган чувств (слуховой пузырек или орган равновесия, g), а у многих из них также пара простых зрительных точек. Клеточная ямка эктодермы, лежащая под ней, довольно толстая и представляет собой первый зачаток нейронного ганглия (вертикального мозга или акроганглия).

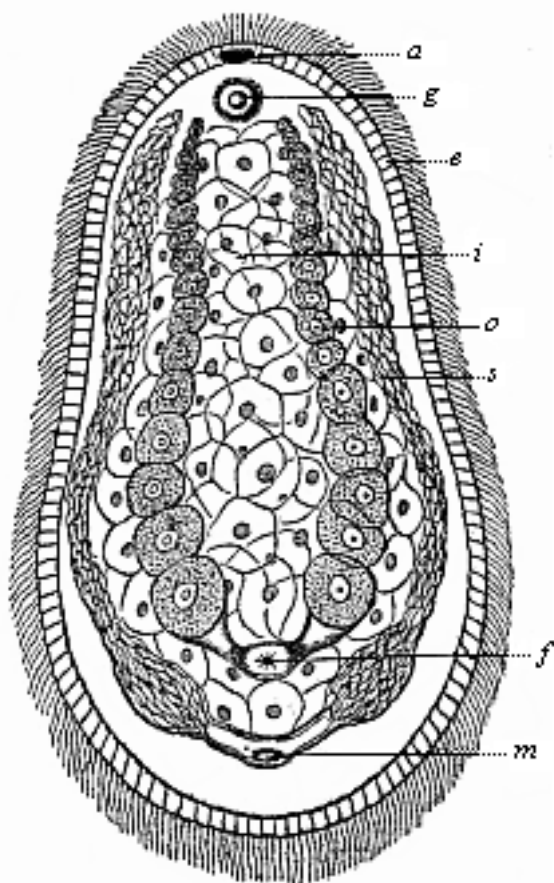


Рис. 239 - *Aphanostomum Langii* (Haeckel), примитивный червь класса платодарий, порядка *Cryptocoela* или *Acoela*. Этот новый вид рода *Aphanostomum*, названный в честь профессора Арнольда Ланга из Цюриха, был найден в сентябре 1899 года в Аяччо на Корсике (ползает между фукоидеями). Он имеет длину двенадцать дюймов, ширину двадцать пять дюймов и фиолетовый цвет. a рот, g слуховой пузырек, e эктодерма, i энтодерма, o яичники, s сперматидии, f женская апертура, m мужская апертура.

Турбеллярии, к которым раньше относили сходных с ними *платодарий*, существенно отличаются от них более развитым строением органов, особенно наличием центральной

нервной системы (вертикального мозга) и выделительных почечных каналов (нефридиев); и те и другие происходят из эктодермы. Но между двумя зародышевыми слоями развивается мезодерма - мягкая масса соединительной ткани, в которую и встраиваются органы.

Турбеллярии до сих пор представлены множеством различных форм, как в пресной, так и в морской воде. Самые древние из них - это очень рудиментарные и крошечные формы, которые из-за простого строения кишечника называются *рабдокелами*; они, как правило, не превышают четверти дюйма в длину и имеют простую овальную или ланцетовидную форму (рис. 240). Поверхность покрыта реснитчатым эпителием - слоем клеток эктодермы.

Пищеварительная кишка все еще представляет собой простую примитивную кишку гастрюлы (*d*), с одним отверстием, которое является одновременно ртом и анусом (*m*). Однако в области рта имеется инвагинация эктодермы, которая дала начало мускулистой глотке (*sd*).

Примечательно, что рот турбеллярий (как и примитивный рот *Gastræa*) у представителей этого класса может значительно менять свое положение на средней линии вентральной поверхности; иногда он находится сзади (*Opisthostomum*), иногда посередине (*Mesostomum*), иногда спереди (*Prosostomum*). Такое смещение рта спереди назад очень интересно, поскольку соответствует филогенетическому смещению рта. Вероятно, это произошло у платодных предков большинства (или всех?) *Cœlomaria*; у них постоянный рот (*метастома*) находится на переднем конце (оральный полюс), тогда как примитивный рот (*простома*) располагался на заднем конце двустороннего тела.

У большинства турбеллярий между двумя первичными зародышевыми слоями имеется узкая полость, содержащая ряд вторичных органов, наружный или животный слой которых образует эпидермис, а внутренний растительный слой - висцеральный эпителий. Самые ранние из этих органов - половые; они очень разнообразно устроены у класса *Platode*; в простейшем случае имеется всего две пары гонад или половых желез - пара яичек (рис. 241 *h*) и пара яичников (*e*). Они открываются наружу, иногда общим отверстием (*Monogonopora*), иногда отдельными, причем самка находится позади самца (*Digonopora*, рис. 241). Половые железы развиваются первоначально из двух промезобластов или примитивных мезодермальных клеток (рис. 83 *p*). Когда эти самые ранние мезодермические структуры расширились и превратились в просторные половые мешки у более поздних потомков *Platodes*, из них, вероятно, образовались два шеечных мешка - первый след настоящей полости тела у высших *Metazoa* (*Enterocœla*).

Гонады являются одними из самых древних органов, а немногие другие органы, которые мы находим у *Platodes* между стенкой кишечника и стенкой тела, являются более поздними продуктами эволюции. Одними из самых древних и наиболее важных из них являются почки или *нефридии*, которые выводят из организма непригодные вещества (рис. 240 *nc*). Эти мочевые или выделительные органы первоначально были увеличенными кожными железами - парой каналов, идущих по всей длине тела и имеющих отдельное или общее наружное отверстие (*nm*). Часто они имеют несколько ответвлений. Эти особые выделительные органы не встречаются ни у других представителей *Cœlenteria* (*Gastræads*, *Sponges*, *Cnidaria*), ни у *Cryptocœla*. Впервые они встречаются у *турбеллярий*, от которых перешли непосредственно к вермалиям, а от них - к высшим стеблям.

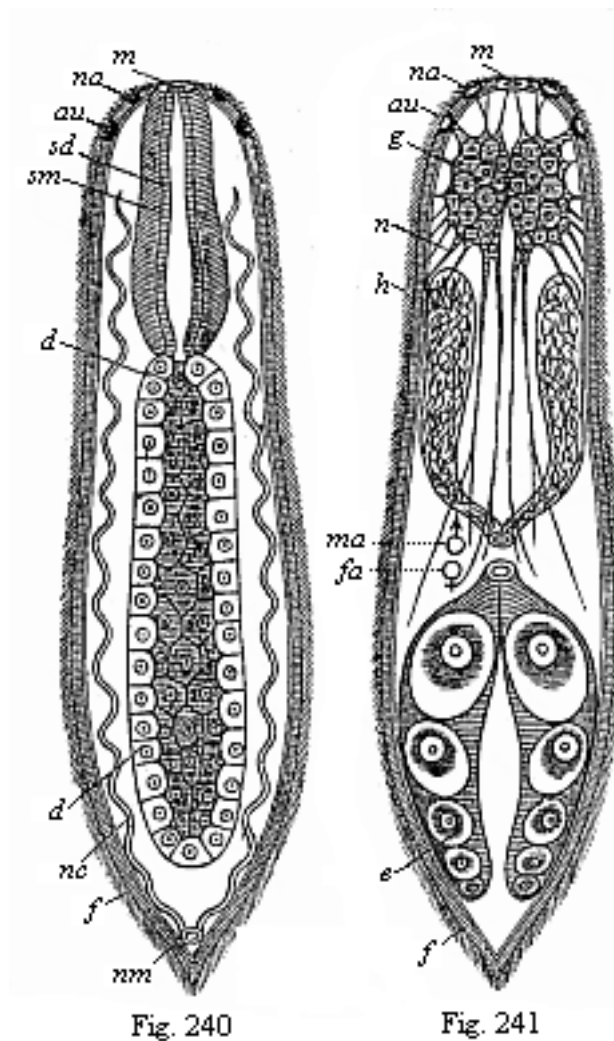


Fig. 240

Fig. 241

Рис. 240 - **Простой турбеллярий** (*Rhabdocœlum*). *m* рот, *sd* эпителий пищевода, *sm* мышцы пищевода, *d* желудок, *nc* почечные каналы, *nm* почечная апертура, *au* глаз, *na* обонятельная ямка. (Схема.)

Рис. 241 - То же, с изображением других органов. *g* мозг, *au* глаз, *na* обонятельная ямка, *n* нервы, *h* яички, *ma* мужское отверстие, *fa* женское отверстие, *e* яичник, *f* реснитчатая эпидерма. (Диаграмма.)

Наконец, у турбеллярий есть очень важный новый орган, которого мы не находим у *Cryptocœla* (рис. 239) и их брюхоногих предков, - рудиментарная нервная система. Она состоит из пары простых мозговых ганглиев (рис. 241 *g*) и тонких нервных волокон, отходящих от них; это частично волевые нервы (или двигательные волокна), идущие к тонкому мышечному слою, развивающемуся под кожей, и частично сенсорные нервы, идущие к чувствующим клеткам реснитчатого эпидермиса (*f*). У многих турбеллярий есть и особые органы чувств: пара ресничных обонятельных ямок (*na*), рудиментарные глаза (*au*) и, реже, слуховые везикулы.

Исходя из этих принципов, я предполагаю, что самые древние и простые Turbellaria произошли от Platodaria, а те - непосредственно от двусторонних Gastræads. Главными достижениями было формирование гонад и нефридиев, а также зачаточного мозга. По этой гипотезе, которую я выдвинул в 1872 году в первом наброске теории гастрэа ("Монография о губках"), между Platodes и Cnidaria нет прямого родства.

Вслед за древней группой турбеллярий идет ряд более поздних предков хордовых, которых мы относим к *Vermalia* или *Helminthes*, нечленистым червям. Эти настоящие черви (*Vermes*, в последнее время также называемые *Scolecida*) представляют собой трудность или дровяник для зоологического классификатора, поскольку различные классы имеют очень сложные отношения к низшим *Platodes*, с одной стороны, и более продвинутым животным - с другой. Но если мы исключим из этого ряда *Platodes* и *Annelids*, то обнаружим вполне удовлетворительное единство организации в остальных классах. Среди этих червей мы находим несколько важных форм, которые демонстрируют значительный прогресс в организации от стадии платоды до стадии хордонии. Три из этих явлений особенно поучительны: (1) формирование истинной (вторичной) полости тела (coeloma); (2) формирование второго отверстия кишечника, ануса; и (3) формирование сосудистой системы. Эти три признака есть у подавляющего большинства *Vermalia*, и все они отсутствуют у *Platodes*; у остальных червей развиты, по крайней мере, один или два из них.

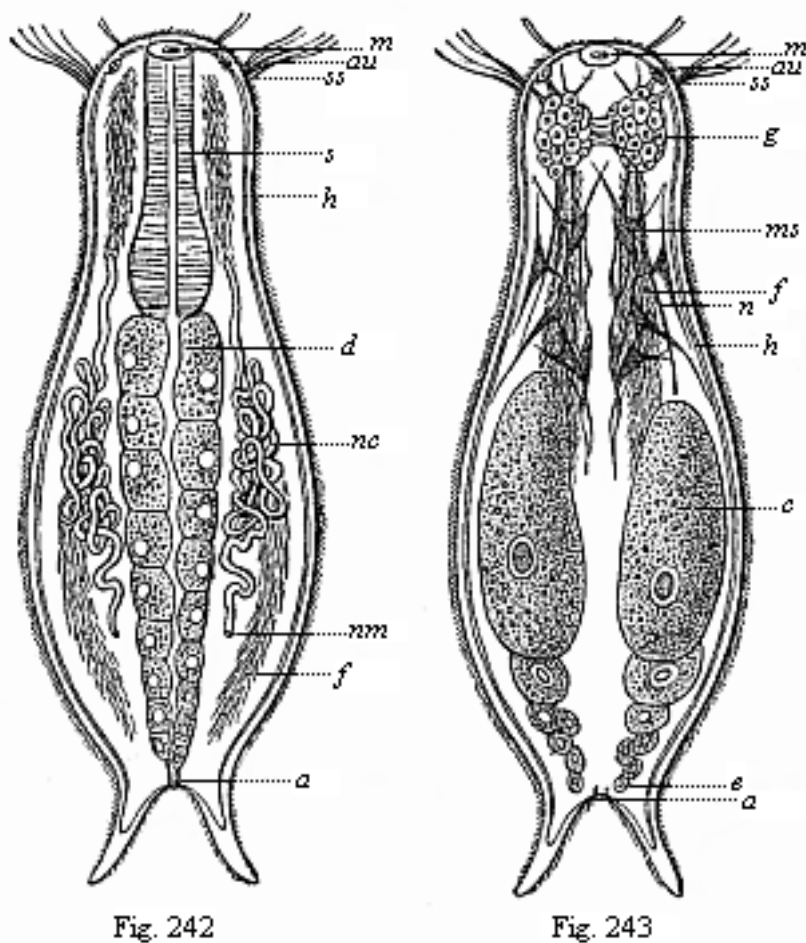


Рис. 242 и 243 - Хетонотус, **рудиментарный вермалий**, из группы *Gastrotricha*. *m* рот, *s* пищевод, *d* кишечник, *a* анус, *g* мозг, *n* нервы, *ss* сенсорные волоски, *au* глаз, *ms* мускульные клетки, *h* кожа, *f* реснитчатые полосы вентральной поверхности, *nc* нефридии, *nm* их отверстие, *e* яичники.

Следующими и очень близкими к *Platodes* являются *Ichthyodina* (*Gastrotricha*), маленькие морские и пресноводные черви, длиной от 1/250 до 1/1000 дюйма. Зоологи расходятся во мнениях относительно их места в классификации. По моему мнению, они очень близки к рабдокелам (рис. 240, 241) и отличаются от них главным образом наличием анального отверстия на заднем конце (рис. 242 *a*). Кроме того, реснички, покрывающие всю

поверхность Turbellaria, у Gastrotricha ограничены двумя реснитчатыми полосами (*f*) на вентральной поверхности овального тела, а на дорсальной поверхности имеются щетинки. В остальном организация двух классов одинакова. У обоих кишечник состоит из мускулистого пищевода (*s*) и железистого примитивного кишечника (*d*). Над кишечником находится двойной мозг (акроганглион, *g*). По бокам кишечника находятся два змеевидных проренальных канала (водоносные сосуды или пронефридий, *nc*), которые открываются на вентральной стороне (*nm*). Сзади находится пара простых половых желез или гонад (рис. 243 е).

Если Ichthydina, таким образом, тесно связана с Platodes, то два класса Vermalia, которые мы объединяем в группу "червей-мордоворотов" (*Frontonia*), находятся гораздо дальше. Это *Nemertina* и *Enteropneusta*. Оба класса имеют полноценный ресничный покров на эпидермисе - наследие от Turbellaria и Gastræads; кроме того, у обоих есть два отверстия кишечника - рот и анус, как у Gastrotricha. Но мы также находим важный орган, отсутствующий у предыдущих форм, - сосудистую систему. В их более развитой мезодерме мы находим несколько сократительных продольных каналов, которые своими сокращениями прогоняют кровь по телу; это первые кровеносные сосуды.

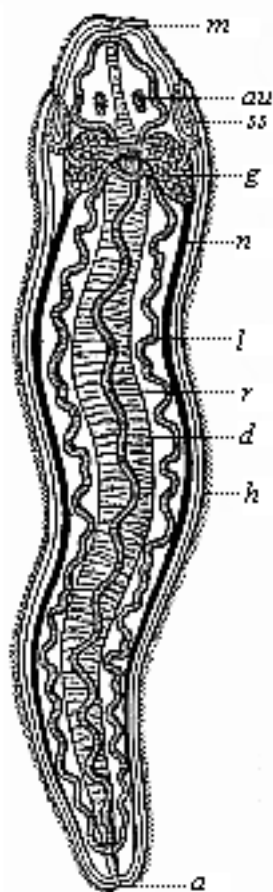


Fig. 244

Рис. 244 Простая немертина. *m* рот, *d* кишечник, *a* анус, *g* мозг, *n* нервы, *h* ресничная оболочка, *ss* сенсорные ямки (головные ямки), *au* глаза, *r* дорсальные сосуды, *l* латеральные сосуды. (Схема.)

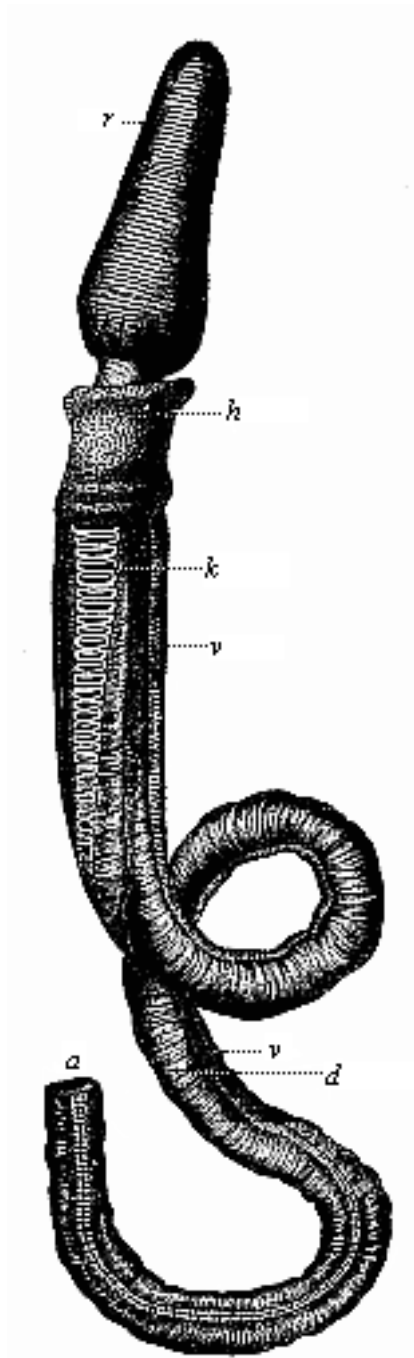


Fig. 245

Рис. 245 - **Молодой энтеропневст** (*Balanoglossus*). (Из Александра Агассиса.) *r* желудевидное рыло, *h* шея, *k* жаберные щели и жаберные дуги передней кишки, расположенные длинными рядами с каждой стороны, *d* пищеварительная задняя кишка, заполняющая большую часть полости тела, *v* кишечная вена или брюшной сосуд, лежащий между параллельными складками кожи, *a* задний проход.

Nemertina раньше относили к гораздо менее развитым Turbellaria. Но они существенно отличаются от них наличием ануса и кровеносных сосудов, а также рядом других признаков более высокой организации. В целом у них длинное и узкое тело, похожее на более или менее сплюснутый шнур; кроме нескольких мелких видов, встречаются гигантские формы шириной от 1/5 до 2/5 дюйма и длиной в несколько ярдов (даже от десяти до пятнадцати). Большинство из них обитает в море, но некоторые - в пресной воде и влажной земле. По своему внутреннему строению они приближаются, с одной стороны, к Turbellaria, а с другой -

к высшим *Vermalia* (особенно к *Enteropneusta*). Они представляют большой интерес как самые низшие и самые древние из всех животных с кровью. У них мы впервые находим кровеносные сосуды, распределяющие настоящую кровь по телу. Кровь красная, а красное красящее вещество - гемоглобин, соединенный с эллиптическими дисковидными кровяными клетками, как у позвоночных. У большинства из них есть два или три параллельных кровеносных канала, которые проходят по всей длине тела и соединены спереди и сзади петлями, а часто и множеством кольцеобразных отростков. Главный из этих примитивных кровеносных сосудов - тот, что лежит над кишечником по средней линии спины (рис. 244 *r*); его можно сравнить со спинным сосудом сочленовных или аортой позвоночных. Справа и слева находятся два змеевидных боковых сосуда (рис. 244 *l*).

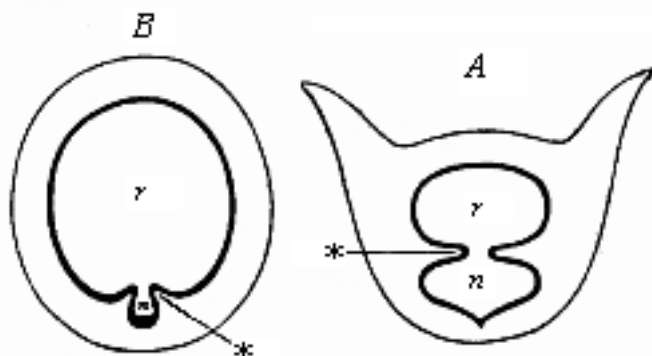


Рис. 246 - Поперечный **разрез** **бранхиальной кишки**. *A* у *Balanoglossus*, *B* у *Ascidia*. *r* ветвистая кишка, *n* глоточная борозда, * вентральная складка между ними. Диаграммная иллюстрация *Гегенбаура*, показывающая отношение дорсальной полости ветвистого кишечника (*r*) к глоточной или гипобранхиальной борозде (*n*).

После *Nemertina* я беру (как дальних родственников) *Enteropneusta*; их можно отнести к *Frontonia* или *Rhyncosœla* (рыло-черви). В настоящее время существует только один род этого класса с несколькими видами (*Balanoglossus*); но он очень примечателен и может рассматриваться как последний представитель древнего и давно вымершего класса *Vermalia*. Они связаны, с одной стороны, с *Nemertina* и их непосредственными предками *Platodes*, а с другой - с низшими и древнейшими формами *Chordonia*.

Enteropneusta (рис. 245) живут в морском песке и представляют собой длинных червей очень простой формы, как и *Nemertina*. От последних они унаследовали: (1) билатеральный тип, с неполной сегментацией; (2) ресничный слой мягкого эпидермиса; (3) двойной ряд желудочных мешочков, чередующихся с одним или двумя рядами гонад; (4) разделение полов (предки *Platode* были гермафродитами); (5) вентральный рот под выступающим рылом; (6) анус, заканчивающийся простой кишечной трубкой; и (7) несколько параллельных кровеносных каналов, идущих по всей длине тела, спинной и вентральный главный ствол.

С другой стороны, *Enteropneusta* отличаются от своих немертинских предков несколькими особенностями, некоторые из которых важны, и которые мы можем отнести к адаптации. Главной из них является ветвистая кишка (рис. 245 *к*). Передняя часть кишечника превращена в орган дыхания и пронизана двумя рядами жаберных щелей; между ними находится ветвистый (жаберный) скелет, состоящий из стержней и пластинок хитина. Вода, поступающая через рот, выходит через эти расщелины. Они находятся в дорсальной половине передней кишки, которая полностью отделена от вентральной половины двумя продольными складками (рис. 246 *A**). Эта вентральная половина, стенки которой покрыты реснитчатым эпителием и выделяют слизь, соответствует глоточному или

гипобранхиальному желобку хордовых (*Bn*), важному органу, из которого впоследствии развивается щитовидная железа у *Craniota* (см. с. 184). Согласие в строении ветвистого кишечника у *Enteropneusts*, *Tunicates* и *Vertebrates* впервые было отмечено Гегенбауром (1878); оно тем более значимо, что сначала мы находим только пару жаберных щелей у молодых животных всех трех групп; постепенно их число увеличивается. Из этого можно сделать вывод об общем происхождении трех групп с тем большей уверенностью, что *Balanoglossus* приближается к *Chordonia* в других отношениях. Так, например, главной частью центральной нервной системы является длинная спинная нервная струна, проходящая над кишечником и соответствующая медуллярной трубке хордовых. Бейтсон считает, что ему удалось обнаружить рудиментарную хорду между ними.

Из всех дошедших до нас беспозвоночных животных энтеропневмы по этим особенностям ближе всего к хордовым; следовательно, мы можем рассматривать их как выживших представителей древних кишечнодышащих *Vermalia*, от которых произошли и хордовые. Кроме того, из всех хордовых животных к молодому *Balanoglossus* ближе всего подходят *Copelata* (рис. 225) и хвостатые личинки асцидий. Оба они, с другой стороны, очень тесно связаны с *амфиоксусом*, примитивным позвоночным, значение которого мы уже рассматривали (главы XVI и XVII). Как мы видели там, нечленистые туникаты и членистоногие позвоночные должны рассматриваться как два независимых ствола, которые развивались в разных направлениях. Но общий корень этих двух стволов, вымершей группы *Prochordonia*, следует искать в стволе вермалий; и из всех ныне живущих вермалий те, которые мы рассмотрели, дают нам самый надежный ключ к их происхождению. Правда, реальные представители важных групп *Copelata*, *Balanoglossi*, *Nemertina*, *Ichthydina* и т.д. в большей или меньшей степени отошли от примитивной модели в результате адаптации к особым условиям среды. Но мы можем с такой же уверенностью утверждать, что основные черты их организации сохранились благодаря наследственности.

Однако мы должны признать, что во всей истории позвоночных длинный отрезок от *Gastræads* и *Platodes* до древнейших *Chordonia* остается, безусловно, самым неясным. Мы могли бы выдвинуть другую гипотезу, чтобы поднять эту трудность - а именно, что между *Gastræa* и *Chordæa* существовала длинная серия очень разных и полностью вымерших форм. Даже в этой модифицированной теории хордовых шесть основных органов хордулы сохранили бы свое огромное значение. Медуллярная трубка изначально была химическим органом чувств, спинной обонятельной трубкой, принимающей воду для дыхания и пищу через расположенный впереди нейропор и передающей их по нейрентериальному каналу в примитивный кишечник. Эта обонятельная трубка впоследствии стала нервным центром, а разросшиеся гонады (лежащие справа и слева от примитивного рта) образовали хорду. Возможно, хорда первоначально была желобком пищеварительной железы в дорсальной средней линии примитивной кишки. Два вторичных отверстия кишечника, рот и анус, могли возникнуть различными путями путем изменения функций. В любом случае, мы должны приписывать хордуле такое же высокое значение, как раньше гастрале.

Чтобы более полно объяснить основные этапы развития нашей расы, я добавляю гипотетический набросок родословной человека, который я опубликовал в "*Последнем звене*" [перевод д-ра Гадоу доклада, прочитанного на Международном зоологическом конгрессе в Кембридже в 1898 году]:-

А.- Генеалогическое древо человека, первая половина:
РАННИЕ СЕРИИ ПРЕДКОВ,
БЕЗ ИСКОПАЕМЫХ СВИДЕТЕЛЬСТВ.

Главные этапы	Предковые стволые группы	Живые родственники Предки
Стадии 1-5: Протисты предки Одноклеточные организмы. 1-2: Протисты 3-5: Простейшие	1. Монера Без ядра 2. Альгария Одноклеточные водоросли 3. Lobosa Одноклеточные (amœbina) ризоподы 4. Инфузория Одноклеточные 5. Бластеады Многоклеточные полые сферы	1. Chromasea (Хроококк) <i>Phycochromasea</i> 2. Paulotomea <i>Palmellacea</i> <i>Eremosphæra</i> 3. Amœbina <i>Amœba Leucocyta</i> 4. Flagellata <i>Euflagellata</i> Зоомонады 5. Catallacta <i>Magosphæra, Volvocina, Blastula</i>
Этапы 6-11: Беспозвоночные метазоа предки 6-8: Cœlenteria без ануса и полость тела 9-11: Vermalia, с анус и полостью тела	6. Gastræades С двумя зародышевыми слоями 7 Платоды I <i>Platodaria</i> (без нефридиев) 8. Платоды II <i>Платодиния</i> (с нефридиями) 9. Provermalia (Примитивные черви) <i>Rotatoria</i> 10. Frontonia (<i>Rhynchelminthes</i>) Морские черви 11. Prochordonia Черви-хордовые	6. Гаструпла <i>Гидра, Олнтус, Gastremaria</i> 7. Cryptocœla <i>Convoluta, Porporus</i> 8. Rhabdocœla <i>Вухрь, Monolus</i> 9. Gastrotricha <i>Трохозоа, трохофора</i> 10. Enteropneusta <i>Balanglossus</i> <i>Cephalodiscus</i> 11. Копелята <i>Аппендикария</i> <i>Chordula-larvæ</i>
Стадии 12-15: Monorhina предки Самые древние позвоночные без челюстей и пар конечностей, единственный нос	12. Акrania I (Prospondylia) 13. Акrania II Более поздние 14. Циклостома I (Archicrania) 15. Циклостома II Более поздние	12. Личинки амфиокса 13. Leptocardia <i>Amphioxus</i> 14. Petromyzonta larvæ 15. Marsipobranchia <i>Petromyzonta</i>

**Б.- Генеалогическое древо человека, вторая половина:
БОЛЕЕ ПОЗДНИЕ ПРЕДКИ, С ИСКОПАЕМЫМИ ДОКАЗАТЕЛЬСТВАМИ.**

Геологические Периоды	Предковые стволые группы	Живые родственники Предки
Силурийский	16. Selachii Примитивные рыбы <i>Proselachii</i>	16. Натиданиды <i>Chlamydoselachius</i> <i>Heptanchus</i>
Силурийский	17. Ганоиды Плащеносные рыбы <i>Прогаиноиды</i>	17. Accipenserides (Осетровые) <i>Polypterus</i>
Девонский	18. Dipneusta <i>Paladipneusta</i>	18. Neodipneusta Цератодус <i>Proptopterus</i>
Карбон	19. Amphibia <i>Stegocephala</i>	19. Phanerobranchia <i>Salamandrina</i> (Протеус, тритон)
Пермь	20. Reptilia <i>Proreptilia</i>	20. Rhynchocephalia Примитивные ящерицы Хаттерия
Триасовый период	21. Monotrema <i>Promammalia</i>	21. Ornithodelphia <i>Ехидна</i> <i>Ornithorhyncus</i>
Юрский период	22. Marsupialia <i>Продидельфия</i>	22. Дидельфия <i>Didelphys</i> <i>Перамелес</i>
Меловой период	23. Маллотерия <i>Prochoriata</i>	23. Насекомоядные <i>Erinaceida</i> (<i>Ictopsia</i> +)
Древний эоцен	24. Lemuravida Старшие лемуры Зубы 3. 1. 4. 3.	24. Pachylemures (<i>Hyopsodus</i> +) (<i>Adapis</i> +)
Неоцен	25. Lemurogona Поздние лемуры Зубы 2. 1. 4. 3.	25. Автолемуры <i>Eulemur</i> <i>Stenops</i>
Олигоцен	26. Dysmopithecä Западные обезьяны Зубы 2. 1. 3. 3.	26. Platyrrhinæ (<i>Anthropops</i> +) (<i>Homunculus</i> +)
Старший миоцен	27. Cynopithecä Собакообразные обезьяны (хвостатые)	27. Papiomorpha <i>Cynocephalus</i>

Неомиоценовый

28. *Anthropoides*

28. *Hylobatida*

Человекообразные обезьяны
(без хвоста)

Hylobates
Satyrs

Плиоцен

29. *Pithecantropi*

29. *Anthropithec*

Обезьянолюди (алали,
бессловесные)

Шимпанзе
Горилла

Плейстоцен

30. *Homin*

30. Свадьбы

Люди с речью

Австралийские негры

Глава XXI.

НАШИ РЫБОПОДОБНЫЕ ПРЕДКИ

Задача выявления вымерших предков нашей расы среди огромного количества известных нам животных сталкивается с разными трудностями в различных разделах истории человека. Они были очень велики в ряду наших беспозвоночных предков; они гораздо меньше в последующем ряду наших позвоночных предков. Внутри ствола позвоночных, как мы уже видели, существует настолько полное согласие в строении и эмбриологии, что невозможно сомневаться в их филогенетическом единстве. В данном случае доказательства гораздо более ясны и многочисленны.

Характеристики, отличающие позвоночных в целом от беспозвоночных, уже обсуждались в нашем описании гипотетического примитивного позвоночного (глава XI, рис. 98-102). Главными из них являются: (1) эволюция примитивного мозга в спинную продолговатую трубку; (2) формирование хорды между продолговатой трубкой и кишечником; (3) разделение кишечника на ветвистый (жаберный) и печеночный (печеночный); и (4) внутреннее сочленение или метамеризм. Первые три признака позвоночные разделяют с асцидиями-ларвеями и прохордониями; четвертый свойственен только им. Таким образом, главное преимущество в организации, благодаря которому самые ранние позвоночные опередили несегментированных хордовых, заключалось в развитии внутренней сегментации.

Весь стебель позвоночных делится сначала на два основных отдела - *Acrania* и *Craniota*. Амфиокс - единственный сохранившийся представитель более древнего и низшего отдела, *Acrania* ("бесчерепные"). Все остальные позвоночные относятся ко второму отделу, *Craniota* ("животные с черепом"). *Craniota* происходит непосредственно от *Acrania*, а те - от примитивной *Chordonia*. Исчерпывающее исследование сравнительной анатомии и онтогенеза *Ascidia* и *Amphioxus* доказало нам эти отношения. (Амфиокс, низшее позвоночное, и Асцидии, ближайшие беспозвоночные, происходят от общей вымершей стволовой формы - хорды, которая должна была иметь, в основном, организацию хордулы.

Однако *Amphioxus* важен не только потому, что он заполняет глубокую пропасть между беспозвоночными и позвоночными, но и потому, что он показывает нам сегодня типичное позвоночное во всей его простоте. Ему мы обязаны важнейшими данными, на которые опираемся при реконструкции постепенного исторического развития всего ствола. Все *Craniota* происходят от общей стволовой формы, которая по своему строению была практически идентична *Amphioxus*. Эта стволовая форма, Примитивное позвоночное (*Prospodylus*, рис. 98-102), имела признаки позвоночного как такового, но не те важные черты, которые отличают *Craniota* от *Acrania*. Хотя амфиокс имеет много особенностей строения и сильно деградировал, и хотя его нельзя рассматривать как неизменного потомка

примитивного позвоночного, он должен был унаследовать от него специфические признаки, которые мы перечислили выше. Мы не можем сказать, что "Amphioxus - предок позвоночных"; но мы можем сказать: "Амфиокс - ближайший родственник предка всех известных нам животных". Оба они принадлежат к одному небольшому семейству, или низшему классу позвоночных, который мы называем Acrania. На нашем генеалогическом древе эта группа образует двенадцатую ступень, или первую ступень среди предков позвоночных (с. 228). От этой группы Acrania произошли и Amphioxus, и Craniota.

Обширный отдел Craniota охватывает всех известных нам позвоночных, за исключением Amphioxus. Все они имеют голову, четко отграниченную от туловища, и череп, заключающий в себе мозг. На голове также расположены три пары высших органов чувств (нос, глаза и уши). Мозг поначалу очень рудиментарен - это просто луковичеобразное расширение переднего конца продолговатого мозга. Но вскоре он разделяется рядом поперечных перегородок сначала на три, а затем на пять последовательных мозговых пузырьков. В этом формировании головы, черепа и мозга, с дальнейшим развитием высших органов чувств, мы видим прогресс, который Craniota сделала по сравнению со своими бесчерепными предками. Другие органы также достигли более высокого уровня развития; они приобрели компактное централизованное сердце с клапанами, более совершенные печень и почки, а также добились прогресса в других важных аспектах.

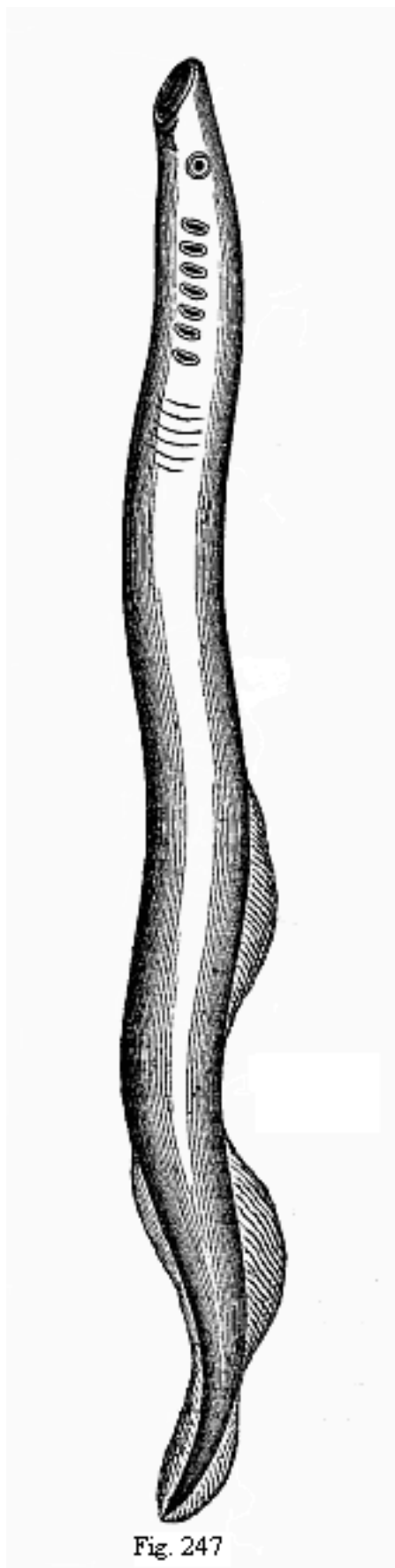


Рис. 247 - **Большая морская минога** (*Petromyzon marinus*), сильно уменьшенная. За глазом находится ряд из семи жаберных лепестков, видимых слева, перед круглым сукториальным ртом.

Craniota в целом можно разделить на *Cyclostoma* ("круглоротые") и *Gnathostoma* ("челюстноротые"). В настоящее время существует лишь несколько групп первых, но они очень интересны, поскольку по своему строению занимают среднее положение между Acrania и Gnathostoma. Они гораздо более развиты, чем Acrania, и гораздо менее развиты, чем рыбы, и, таким образом, образуют очень желанное связующее звено между этими двумя группами. Поэтому мы можем рассматривать их как особую промежуточную группу, четырнадцатую и пятнадцатую ступени в ряду наших предков.

Немногие сохранившиеся виды *Cyclostoma* делятся на два порядка - *Myxinoidea* и *Petromyzontes*. Первые, рыбы-хохлатки, имеют длинное, цилиндрическое, червеобразное тело. Линней причислял их к червям, а более поздние зоологи - к рыбам, амфибиям или моллюскам. Они живут в море, обычно как паразиты рыб, в кожу которых они вгрызаются своими круглыми сукцессионными ртами и языками, вооруженными роговыми зубами. Иногда их находят живыми в полости тела рыб (например, торка или осетра); в этих случаях они проникают внутрь через кожу. Второй порядок составляют петромизонты, или миноги; малая речная минога (*Petromyzon fluviatilis*) и большая морская минога (*Petromyzon marinus*, рис. 247). У них также есть круглый присосковый рот с роговыми зубами внутри, с помощью которых они присасываются к рыбам, камням и другим предметам (отсюда название *Petromyzon* = stone-sucker). По-видимому, эта привычка была очень распространена среди ранних позвоночных; личинки многих ганоидов и лягушек имеют сукториальные диски около рта.

Класс, в который входят *Myxinoidea* и *Petromyzontes*, называется *Cyclostoma* (круглоротые), поскольку их рот имеет круглое или полукруглое отверстие. Челюсти (верхняя и нижняя), которые мы находим у всех высших позвоночных, полностью отсутствуют у циклостомы, как и у амфиокса. Поэтому другие позвоночные противопоставляются им как *Gnathostoma* (челюстноротые). Циклостому также можно назвать *Monorhina* (одноносые), потому что у них только один носовой ход, в то время как у всех *Gnathostoma* две ноздри (*Amphirhina* = двуносые). Но помимо этих особенностей *Cyclostoma* отличаются от рыб по другим особенностям строения гораздо сильнее, чем рыбы от человека. Таким образом, они, очевидно, являются последними представителями очень древнего класса позвоночных, который был далек от того, чтобы достичь развитой организации настоящих рыб. Если упомянуть только основные моменты, то у циклостомы нет никаких следов парных конечностей. Их слизистая кожа совершенно голая, гладкая и лишена чешуи. Костный скелет отсутствует. На переднем конце хорды развит очень рудиментарный череп. На этом месте формируется мягкая мембрана (частично переходящая в хрящ), небольшая черепная капсула, в которой заключен мозг.

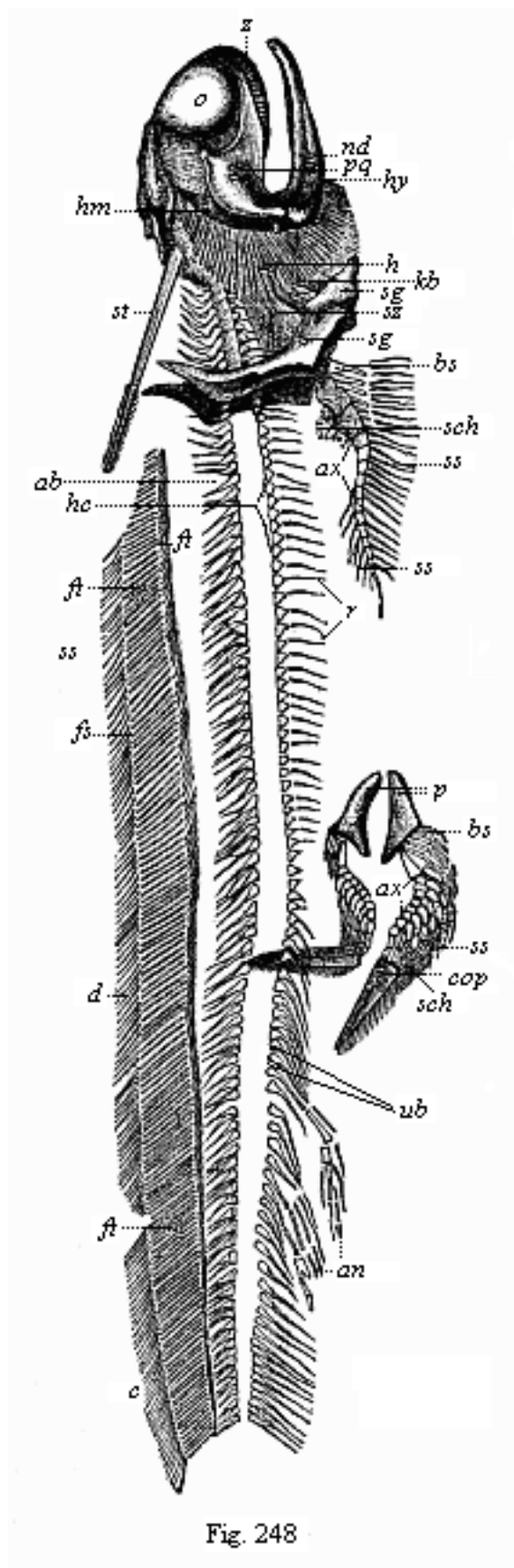


Fig. 248

Рис. 248 - Ископаемая **пермская примитивная рыба** (*Pleuracanthus Dechenii*) из красного песчаника Саарбрюккена (по Дёдерлейну). I Череп и ветвистый скелет: o глазная область, pq palatoquadratum, nd нижняя челюсть, hm подъязычная кость, hy язычная кость, k жаберные дуги, kb жаберные дуги, z челюстные зубы, sz пищеводные зубы, st шейный отдел

позвоночника. II Позвоночный столб: верхние дуги *ob*, нижние дуги *ub*, межпозвоночные дуги *hc*, ребра *r*. III Одиночные плавники: *d* спинной плавник, *s* хвостовой плавник (хвостовой конец отсутствует), *an* анальный плавник, *ft* вспомогательные плавниковые лучи. IV Грудной плавник: *sg* плечевая зона, *ax* ось плавника, *ss* двойные линии плавниковых лучей, *bs* дополнительные лучи, *sch* пластинки. V Брюшной плавник: *p* брюшко, *ax* ось плавника, *ss* одинарный ряд плавниковых лучей, *bs* дополнительные лучи, *sch* чешуйки, *cop* пенис.

Мозг циклостомы - это всего лишь очень маленькая и сравнительно незначительная опухоль спинного мозга, вначале просто везикула. Затем он делится на пять последовательных мозговых пузырьков, как и мозг гнатостомы. Эти пять примитивных мозговых пузырьков, которые встречаются у эмбрионов всех высших позвоночных, от рыб до человека, и вырастают в очень сложные структуры, у циклостомы остаются на очень рудиментарной стадии. Гистологическое строение нервов также менее развито, чем у остальных позвоночных. У них аускультативный орган всегда содержит три циркулярных канала, но у миног их только два, а у миксин - один. В большинстве других аспектов организация *Cyclostoma* намного проще - например, в строении сердца, кровообращения и почек. Особенно следует отметить отсутствие очень важного органа, который мы находим у рыб, - плавательного пузыря, из которого развились легкие высших позвоночных.

Рассмотрев все эти особенности в строении циклостомы, можно сформулировать следующий тезис: От самых ранних *Craniota*, или примитивных *Craniota* (*Archicrania*), произошли две дивергентные линии. Одна из этих линий сохранилась в сильно измененном состоянии: это *Cyclostoma*, очень отсталая и частично вырожденная боковая линия. Другая, главная линия позвоночных, продвинулась прямо к рыбам и путем новых адаптаций приобрела ряд важных усовершенствований.

Зоологи почти всегда относят *Cyclostoma* к рыбам, но о неправильности этого можно судить по тому, что по всем основным и отличительным чертам организации они дальше от рыб, чем рыбы от млекопитающих и даже человека. С рыбами мы вступаем в обширное подразделение челюстноротых или двуногих позвоночных (*Gnathostoma* или *Amphirhina*). Мы должны внимательно рассмотреть рыб как класс, который, на основании данных палеонтологии, сравнительной анатомии и онтогенеза, можно с абсолютной уверенностью рассматривать в качестве стволового класса всех высших позвоночных или гнатостомов. Естественно, ни одна из ныне существующих рыб не может считаться прямым предком высших позвоночных. Но несомненно, что все позвоночные или гнатостомы, от рыб до человека, происходят от общего, вымершего, рыбоподобного предка. Если бы перед нами была эта древняя стволовая форма, мы бы, несомненно, отнесли ее к настоящим рыбам. К счастью, сравнительная анатомия и классификация рыб сейчас настолько развиты, что мы можем получить очень четкое представление об этих интересных и поучительных особенностях.

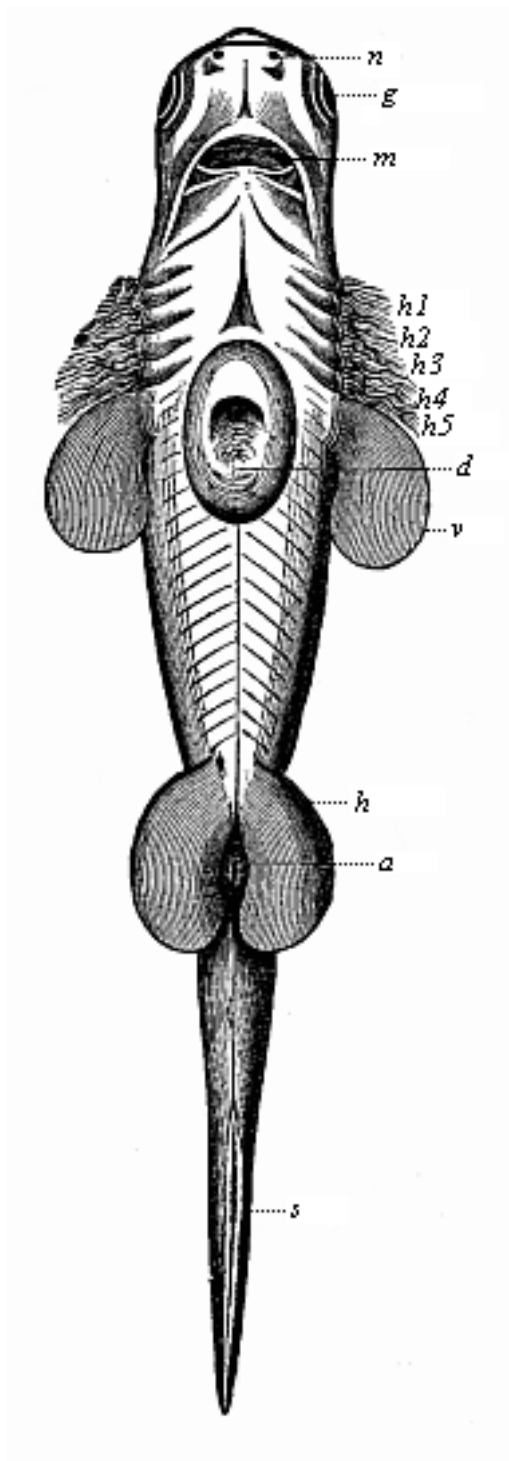


Рис. 249 - Эмбрион **акулы** (*Scymnus lichia*), вид с брюшной стороны. *v* грудные плавники (впереди пять пар жаберных лепестков), *h* брюшные плавники, *a* анус, *s* хвостовой плавник, *k* наружный жаберный лепесток, *d* желточный мешок (удален в большей части), *g* глаз, *n* нос, *m* ротовой лепесток.

Для того чтобы правильно понять генеалогическое древо нашей расы внутри позвоночного ствола, важно помнить о характеристиках, которые отделяют весь род Gnathostomes от Cyclostomes и Craniota. В этих отношениях рыбы полностью совпадают со всеми другими гнатостомами вплоть до человека, и именно на этом мы основываем наше утверждение о

родстве с рыбами. К анатомическим особенностям гнатостомов относятся следующие: (1) внутренний жаберный аппарат с челюстными дугами; (2) пара ноздрей; (3) плавающий мочевого пузырь или легкие; (4) две пары конечностей.

Своеобразное формирование каркаса из бранхиальных (жаберных) дуг и соединенного с ними максиллярного (челюстного) аппарата имеет важное значение для всей группы гнатостомов. В рудиментарном виде оно унаследовано всеми ими, от самых ранних рыб до человека. Правда, примитивное превращение (которое мы находим даже у *Ascidia*) передней кишки в ветвистую можно проследить у всех позвоночных по одному и тому же простому типу; в этом отношении очень характерны жаберные щели, которые пронзают стенки ветвистой кишки у всех позвоночных и у *Ascidia*. Но *наружный*, поверхностный ветвистый скелет, поддерживающий жаберную щель у *Cyclostoma*, у *Gnathostomes* заменяется *внутренним* ветвистым скелетом. Он состоит из ряда последовательных хрящевых дуг, которые лежат в стенке пищевода между жаберными лепестками и огибают его с обеих сторон. Передняя пара жаберных дуг становится верхнечелюстными дугами, от которых мы получаем верхнюю и нижнюю челюсти.

Органы обоняния у всех гнатостомов сначала имеют одинаковую форму - в виде пары углублений в передней части кожи головы, над ртом; поэтому их еще называют *Amphirrhina* ("двуногие"). Циклостома - "одноногие" (*Monorhina*); их нос представляет собой один проход посередине лобной поверхности. Но поскольку обонятельный нерв в обоих случаях двойной, возможно, что своеобразная форма носа у настоящих циклостом является вторичным приобретением (адаптацией к сукцессионным привычкам).

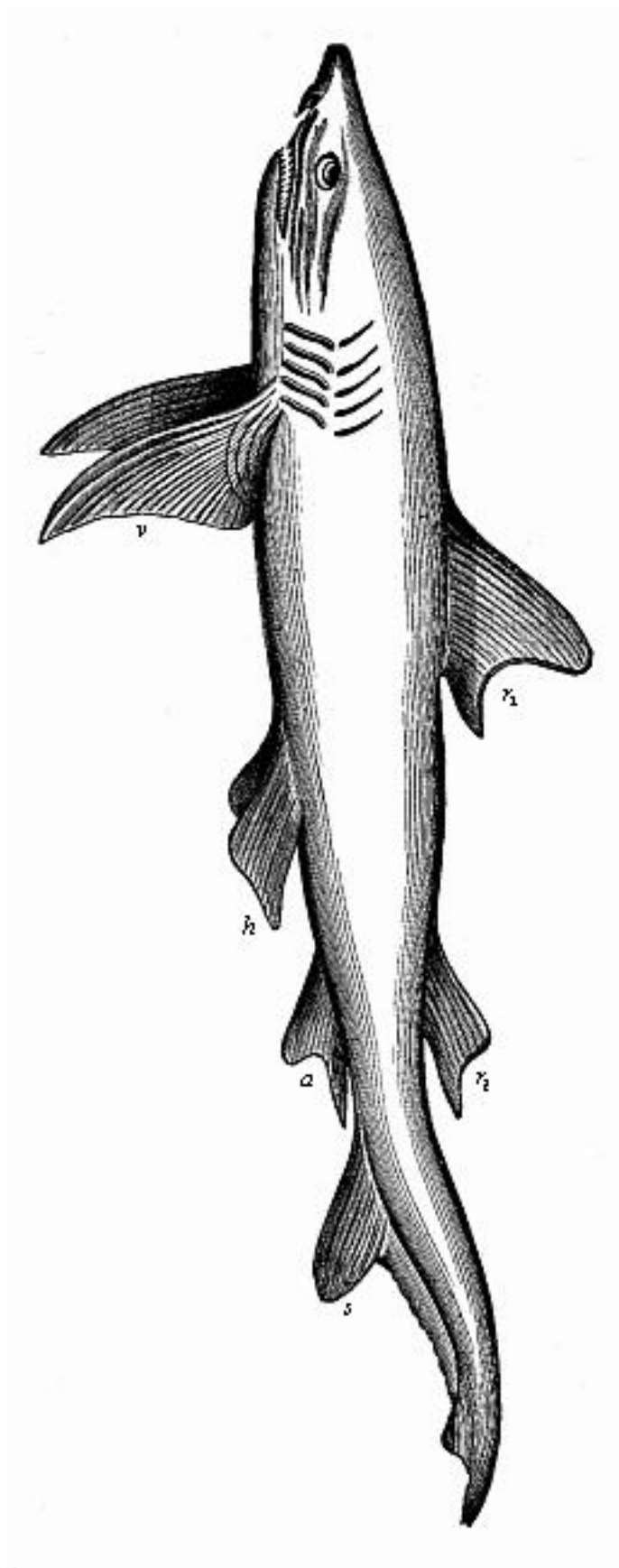


Рис. 250. Полностью **развитая акула-людоед** (*Carcharias melanopterus*), вид слева. r_1 первый, r_2 второй спинной плавник, s хвостовой плавник, a анальный плавник, v грудные плавники, h брюшные плавники).

Третий существенный признак гнатостомов, который очень заметно отличает их от низших позвоночных, с которыми мы имели дело, - это образование слепого мешка путем инвагинации из передней части кишечника, который становится у рыб наполненным воздухом плавающим пузырем. Этот орган действует как гидростатический аппарат, увеличивая или уменьшая удельный вес рыбы за счет сжатия или изменения количества воздуха в нем. С его помощью рыба может подниматься или опускаться в воде. Это орган, из которого развились легкие высших позвоночных.

Наконец, четвертый признак гнатостомов в их простой эмбриональной форме - это две пары конечностей, или конечностей: пара передних ног (грудные плавники у рыб, рис. 250 *v*) и пара задних ног (брюшные плавники у рыб, рис. 250 *h*). Сравнительная анатомия этих плавников очень интересна, поскольку они содержат зачатки всех скелетных частей, образующих каркас передних и задних ног у всех высших позвоночных вплоть до человека. У *Acrania* и *Cyclostomes* нет никаких следов этих пар конечностей.

Переходя к более детальному рассмотрению класса рыб, мы можем сначала разделить его на три группы или подкласса, генеалогия которых нам хорошо известна. Первая и самая древняя группа - подкласс *Selachii* или примитивные рыбы, наиболее известными представителями которого сегодня являются акулы и скаты (рис. 248-252). Далее следует более продвинутый подкласс пластинчатожаберных рыб, или *ганоидов* (рис. 253-5). По большей части он давно вымер и имеет очень мало живых представителей, таких как осетр и костлявая щука; но по большому количеству окаменелостей мы можем составить некоторое представление о раннем распространении этой интересной группы. От этих пластинчатых рыб произошел подкласс костных рыб или *Teleostei*, к которому принадлежит подавляющее большинство ныне живущих рыб (особенно почти все наши речные рыбы). Сравнительная анатомия и онтогенез ясно показывают, что ганоиды произошли от селяхий, а телеостеи - от ганоидов. С другой стороны, от ранних ганоидов произошла боковая линия, или, скорее, передовая главная линия позвоночного ствола, которая через группу *Dipneusta* приводит нас к важному подразделению *Amphibia*.

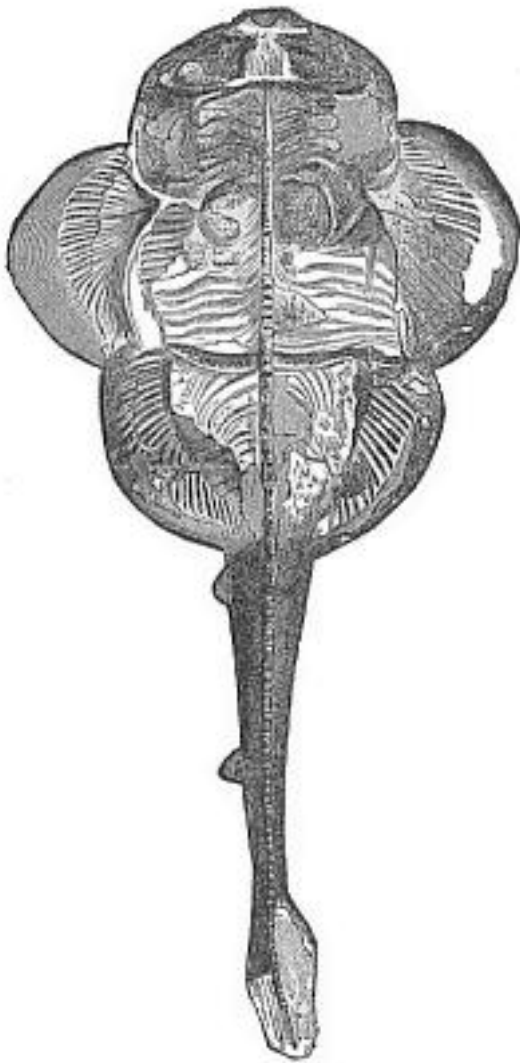


Рис. 251 - Ископаемая **ангельская акула** (*Squatina alifera*) из верхней юры в Эйхштетте. (Из Циттеля.) Хрящевой череп хорошо виден в широкой голове и жаберных дугах позади. Широкий грудной и более узкий брюшной плавники имеют ряд радиусов; между ними и позвоночным столбом расположено несколько ребер.

Самые ранние ископаемые останки позвоночных, которые нам известны, были найдены в верхнем силуре (стр. 201) и относятся к двум группам - селяхиям и ганоидам. Самыми примитивными из всех известных представителей ранних рыб, вероятно, являются замечательные *Pleuracanthida*, роды *Pleuracanthus*, *Xenacanthus*, *Orthacanthus* и другие (рис. 248). Эти древние хрящевые рыбы в большинстве пунктов строения сходны с настоящими акулами (рис. 249, 250), но в других отношениях они кажутся настолько более простыми по организации, что многие палеонтологи отделяют их совсем и считают *Proselachii*; вероятно, они тесно связаны с вымершими предками Gnathostomes. Мы находим хорошо сохранившиеся останки этих животных в пермском периоде. В юрском сланце найдены хорошо сохранившиеся слепки других акул, например рыбы-ангела (*Squatina*, рис. 251). Среди вымерших ранних акул третичного периода были и такие, которые вдвое превышали размеры самых крупных ныне живущих рыб; длина *кархародона* превышала 100 футов. Единственный сохранившийся вид этого рода (*C. Rondeleti*) имеет длину одиннадцать ярдов и зубы длиной два дюйма; но среди ископаемых видов мы находим зубы длиной шесть дюймов (рис. 252).

От примитивных рыб или *Selachii*, самых ранних *Gnathostomes*, произошел легион ганоидов. В настоящее время существует очень мало родов этой интересной и разнообразной группы - древние осетры (*Accipenser*), яйца которых употребляются в пищу как икра, расслоившиеся щуки (*Polypterus*, рис. 255) в реках Африки и костлявые щуки (*Lepidosteus*) в реках Северной Америки. С другой стороны, мы имеем большое разнообразие образцов этой группы в ископаемом состоянии, начиная с верхнего силура и далее. Некоторые из этих ископаемых ганоидов близко подходят к *Selachii*; другие ближе к *Dipneusts*; третьи снова представляют собой переход к *Teleostei*. Для наших генеалогических целей наибольший интерес представляют промежуточные формы между *Selachii* и *Dipneusts*. Хаксли, которому мы обязаны особенно важными работами по ископаемым ганоидам, относил их к порядку *Crossopterygii*. Многие роды и виды этого порядка встречаются в девонских и каменноугольных толщах (рис. 253); единственный, сильно видоизмененный представитель этой группы до сих пор встречается в крупных реках Африки (*Polypterus*, рис. 255, и близкородственные *Calamichthys*). У многих представителей *Crossopterygii* плавательный пузырь, по-видимому, окостенел, и поэтому хорошо сохранился - например, у *Undina* (рис. 254, сразу за головой).

Часть этих *Crossopterygii* очень близко подходит по своим основным анатомическим характеристикам к *Dipneusts* и, таким образом, филогенетически представляет собой переход от девонских ганоидов к самым ранним воздуходышащим позвоночным. Этот важный шаг был сделан в девонском периоде. Многочисленные окаменелости, которыми мы располагаем из первых двух геологических отрезков, Лаврентийского и Кембрийского периодов, принадлежат исключительно водным растениям и животным. На основании этого палеонтологического факта, в сочетании с важными геологическими и биологическими признаками, мы можем с определенной долей уверенности предположить, что в то время не существовало наземных животных. В течение всего огромного археозойского периода - многие миллионы лет - живое население нашей планеты состояло почти исключительно из водных организмов; это очень примечательный факт, если вспомнить, что этот период охватывает большую половину всей истории жизни. Низшие животные полностью (или за редким исключением) водные. Но и высшие стебли оставались в воде на протяжении всей первобытной эпохи. Только к ее концу некоторые из них стали жить на суше. Отдельные ископаемые останки наземных животных мы находим сначала в верхнем силуре, а в большем количестве - в девонских толщах, которые отложились в начале второго главного раздела геологии (палеозойской эры). Их число значительно увеличивается в карбоновых и пермских отложениях. Мы находим множество видов как членистоногих, так и позвоночных, которые жили на суше и дышали атмосферой; их водные предки силурийского периода дышали только водой. Это важное изменение в дыхании - главная модификация, которой подвергся животный организм при переходе от воды к твердой суше. Первым следствием этого стало образование легких для дыхания воздухом; до этого времени для дыхания служили только жабры. В то же время произошли большие изменения в кровообращении и его органах, которые всегда очень тесно связаны с органами дыхания. Кроме того, конечности и другие органы также были более или менее изменены, либо в результате отдаленной связи с предыдущими, либо благодаря новым приспособлениям.

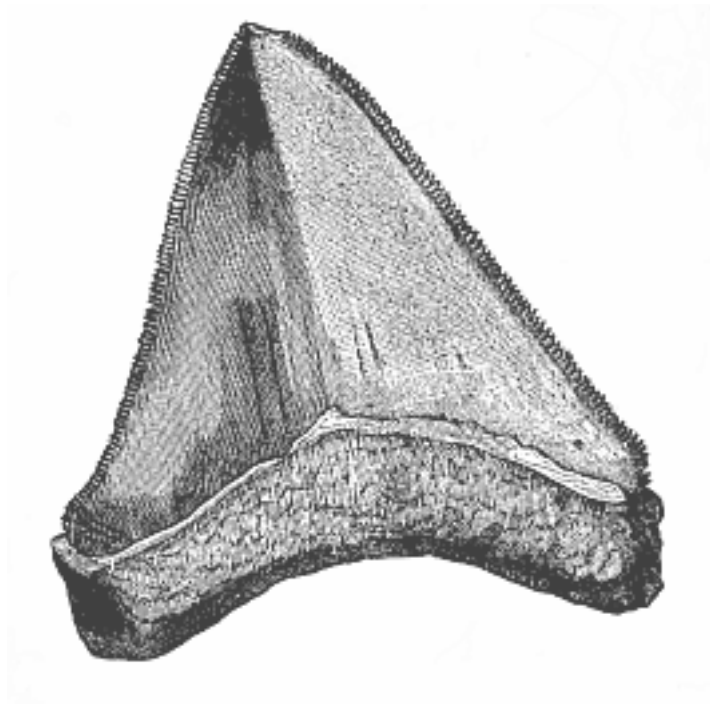


Рис. 252 - Зуб **гигантской акулы** (*Carcharodon megalodon*) из плиоцена на Мальте. (Из Циммеля.)

В стволе позвоночных, несомненно, ветвь рыб - фактически, ганоиды - провела первый удачный эксперимент в девонском периоде, приспособившись к наземной жизни и дыша атмосферой. Это привело к модификации сердца и носа. У настоящих рыб есть только пара слепых обонятельных ямок на поверхности головы, но теперь они соединились с полостью рта. С каждой стороны появился канал, который вел прямо из носовой впадины в ротовую полость, доставляя таким образом атмосферный воздух в легкие даже при закрытом рте. Далее, у всех настоящих рыб сердце состоит только из двух отделов - предсердия, в которое поступает венозная кровь из вен, и желудочка, направляющего ее по конической артерии к жабрам; предсердие теперь было разделено неполной перегородкой на две половины, или правое и левое ушные раковины. Теперь только правое ушко принимало венозную кровь от тела, а левое - венозную кровь, которая текла от легких и жабр к сердцу. Таким образом, двойное кровообращение высших позвоночных развилось из простого кровообращения настоящих рыб, и, в соответствии с законами корреляции, этот прогресс привел к другим изменениям в строении других органов.

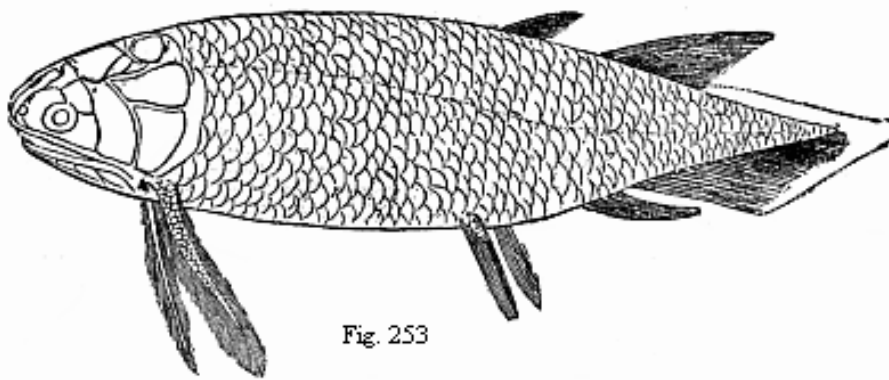


Fig. 253

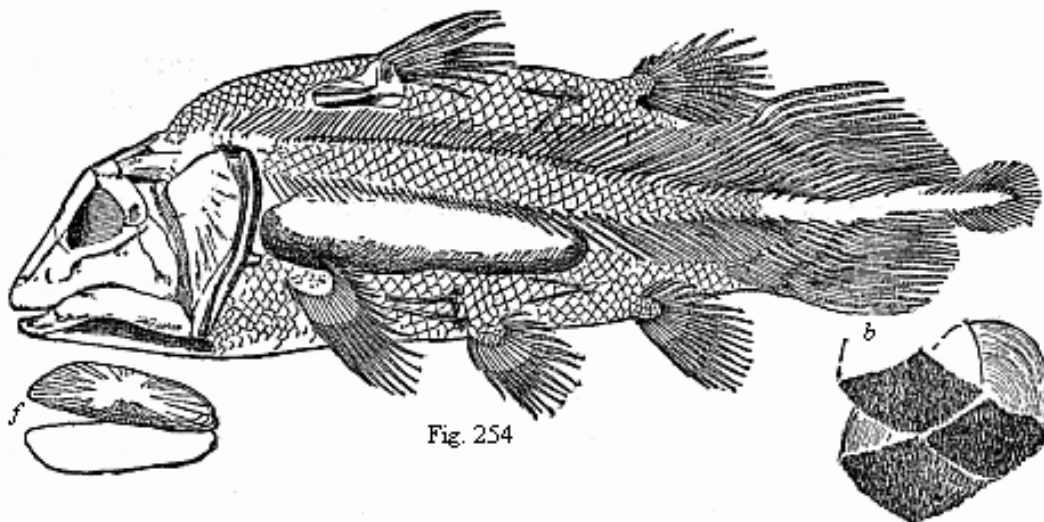


Fig. 254



Fig. 255

Рис. 253 - **Девонский кроссоптеригиус** (*Holoptychius nobilissimus*) из шотландского красного песчаника. (Из Хаксли.)

Рис. 254 - **Юрский кроссоптеригиус** (*Undina penicillata*), из верхней юры в Эйхштетте. (Из Циттеля.) Яремные пластинки, *b* три ребристые чешуйки.

Рис. 255-А **живой кроссоптеригиус** из Верхнего Нила ((*Polypterus bichir*)).

Класс позвоночных, который таким образом приспособился к дыханию атмосферой и развился из ветви ганоидов, получил название *Dipneusts* или *Dipnoa* ("двоякодышащие"), потому что у них, как и у низших амфибий, наряду с новым легочным дыханием сохранилось прежнее жаберное. В палеозойскую эру (девонский, каменноугольный и пермский периоды) этот класс был представлен целым рядом различных родов. До наших дней дожили только три рода этого класса: *Protopterus annectens* в реках тропической Африки (Белый Нил, Нигер, Келлиман и др.), *Lepidosiren paradoxa* в тропической Южной Америке (в притоках Амазонки) и *Ceratodus Forsteri* в реках Восточной Австралии. Такое широкое распространение трех изолированных выживших видов доказывает, что они представляют группу, которая раньше была очень большой. По своему строению они образуют переход от рыб к амфибиям. Переходная формация между двумя классами настолько ярко выражена во всей организации этих замечательных животных, что зоологи вели оживленную полемику по вопросу, являются ли они действительно рыбами или амфибиями. Несколько выдающихся

зоологов причисляли их к амфибиям, хотя большинство сейчас ассоциирует их с рыбами. На самом деле в дипноустах настолько схожи черты этих двух классов, что ответ на вопрос полностью зависит от того, какое определение мы дадим понятиям "рыба" и "амфибия". По повадкам это настоящие амфибии. Во время тропической зимы, в сезон дождей, они плавают в воде, как рыбы, и дышат жабрами. В сухой сезон они зарываются в сухую грязь и дышат атмосферой через легкие, как амфибии и высшие позвоночные. В этом двойном дыхании они похожи на низших амфибий и имеют такое же характерное образование сердца; в этом они значительно превосходят рыб. Но по большинству других признаков они приближаются к рыбам и уступают амфибиям. Внешне они полностью похожи на рыб.

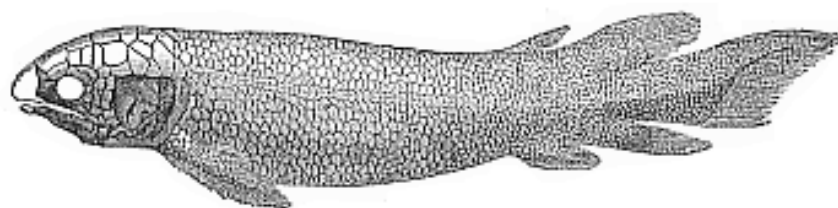


Fig. 256

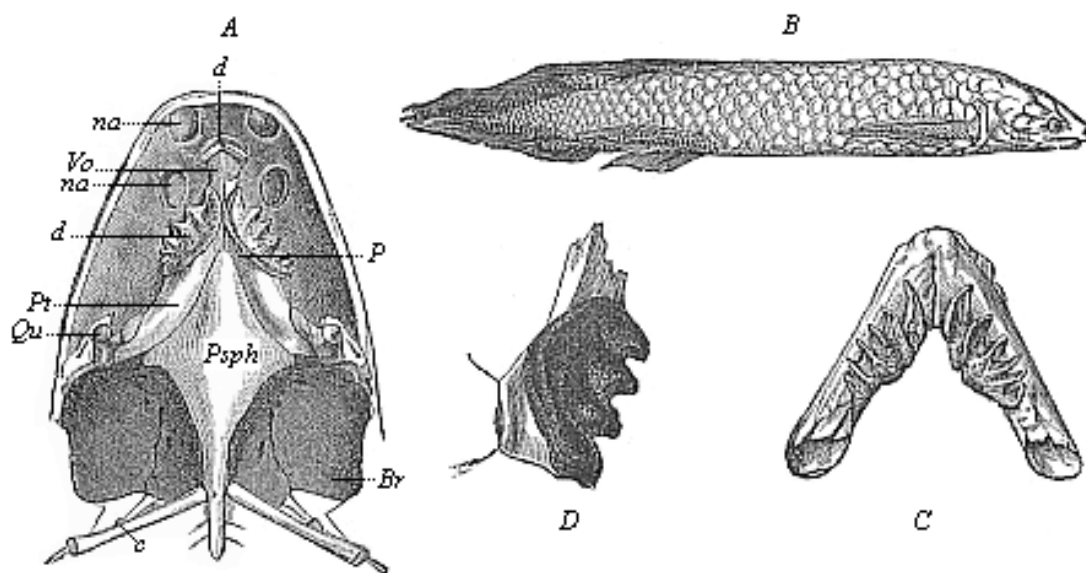


Fig. 257

Рис. 256 - Ископаемый **диптерус** (*Diptherus Valenciennesi*) из старого красного песчаника (Девон). (Из Пандера.)

Рис. 257 - **Австралийский диптерус** (*Ceratodus Forsteri*). В вид справа, А нижняя сторона черепа, С нижняя челюсть. (Из Гюнтера.) Qu quadrate bone, Psph parasphenoid, Pt Pterygopalatinum, Vo vomer, d teeth, na nostrils, Br branchial cavity, C first rib. D зубы нижней челюсти ископаемого *Ceratodus Kaupi* (из триаса).

У диплодоков голова не отделена от туловища. Кожа покрыта крупными чешуйками. Скелет мягкий, хрящевой, находится на низкой стадии развития, как у низших селяхий и ранних ганоидов. Хорда полностью сохранена и окружена несегментированной оболочкой. Две пары конечностей представляют собой очень простые плавники примитивного типа, как у низших *Selachii*. Формирование мозга, кишечника и половых органов также такое же, как у селяхий. Таким образом, диплодоки сохранили в наследственности многие из менее развитых черт наших примитивных рыбообразных предков и в то же время сделали большой шаг вперед в приспособлении к дыханию с помощью легких и соответствующего усовершенствования сердца.

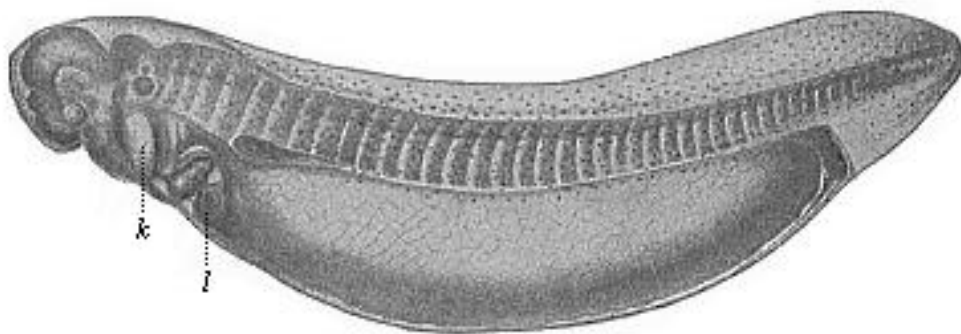


Fig. 258

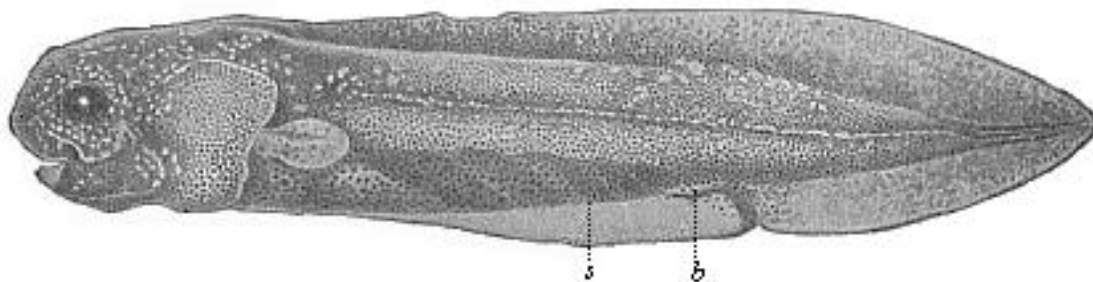


Fig. 259

Рис. 258 - Молодой **цератодус**, вскоре после выхода из яйца, увеличенный. *k* жаберная крышка,

l печень. (Из Ричарда Семона.)

Рис. 259 - Молодой **цератодус** через шесть недель после выхода из яйца. *s* спиральная складка кишечника,

b рудиментарный брюшной плавник. (Из Ричарда Сэмона.)

Ceratodus особенно интересен примитивным строением своего скелета; хрящевой скелет двух пар его плавников, например, все еще имеет первоначальную форму бисериального или перьевого листа, и поэтому Гегенбаур назвал его "примитивным плавниковым скелетом". С другой стороны, скелет парных плавников значительно редуцирован у африканского дипноуста (*Protopterus*) и американского (*Lepidosiren*). Кроме того, легкие у этих современных дипноустов, как и у всех других дышащих воздухом позвоночных, двойные; поэтому их называют "двулегкими" (*Dipneumones*) в отличие от *Ceratodus*; у последнего только одно легкое (*Monopneumones*). В то же время жабры у всех этих легочных рыб развиты как органы водного дыхания. *Protopterus* имеет как внешние, так и внутренние жабры.

Палеозойские дипневмоны, которые находятся на прямой линии нашей родословной и являются связующим мостом между ганоидами и амфибиями, во многом отличаются от своих живых потомков, но сходятся с ними в перечисленных выше существенных чертах. Это подтверждается рядом интересных фактов, которые стали известны нам в последнее время в связи с эмбриональным развитием *Ceratodus* и *Lepidosiren*; они дают нам важную информацию о стволовой истории низших позвоночных, а значит, и о наших ранних предках палеозойской эры.

Глава XXII.

НАШИ ПЯТИПАЛЫЕ ПРЕДКИ

При филогенетическом изучении четырех высших классов позвоночных, которое должно теперь занять наше внимание, мы достигаем гораздо более твердой почвы и больше света в построении нашей генеалогии, чем, возможно, мы имели до сих пор. Прежде всего, мы обязаны рядом очень ценных данных очень интересному классу позвоночных, который находится рядом с двусторчатыми и развился из них - Amphibia. К этой группе относятся саламандры, лягушки и жабы. В прежние времена всех рептилий, по примеру Линнея, причисляли к Amphibia (ящерицы, змеи, крокодилы и черепахи). Но рептилии гораздо более развиты, чем Amphibia, и по основным моментам своего строения приближаются к птицам. Настоящие Amphibia ближе к Dipneusta и рыбам; они также намного старше рептилий. В каменноугольном периоде было много высокоразвитых (а иногда и крупных) Amphibia, но самые ранние рептилии встречаются только в пермском периоде. Вполне вероятно, что Amphibia появились еще раньше - в девонском периоде - из Dipneusta. Вымершие Amphibia, ископаемые останки которых мы имеем с того далекого периода (очень многочисленные, особенно в триасовых слоях), отличались изящной чешуйчатой шерстью или мощной костяной броней на коже (как у крокодила), тогда как у живых амфибий кожа обычно гладкая и скользкая.

Самые ранние из этих бронированных амфибий (*Phractamphibia*) образуют порядок *Stegoccephala* ("крышеголовые") (рис. 260). Именно среди них, а не среди настоящих Amphibia, мы должны искать формы, имеющие прямое отношение к генеалогии нашей расы и являющиеся предками трех высших классов позвоночных. Но даже существующие Amphibia имеют такие важные отношения к нам в своем анатомическом строении и особенно в эмбриональном развитии, что мы можем сказать: Между Dipneusts и Amniotes существовал ряд вымерших промежуточных форм, которые мы, несомненно, должны были бы отнести к Amphibia, если бы они были перед нами. По своей организации даже настоящие Amphibia кажутся поучительной переходной группой. В таких важных аспектах, как дыхание и кровообращение, они очень близки к Dipneusta, хотя в других отношениях значительно превосходят их.

Особенно это касается развития конечностей. У них мы впервые видим пятипалые ноги. Тщательные исследования Гегенбаура показали, что плавники рыб, о которых ранее существовало весьма ошибочное мнение, являются многопалыми ногами. Различные хрящевые или костные радиусы, которые в большом количестве встречаются в каждом плавнике, соответствуют пальцам рук или ног высших позвоночных. Несколько суставов каждого плавникового радиуса соответствуют различным частям пальца ноги. Уже у Dipneusta плавник имеет такое же строение, как и у рыб; впоследствии он постепенно эволюционировал в пятипалую форму, с которой мы впервые сталкиваемся у Amphibia. Это сокращение числа пальцев на ногах до шести, а затем до пяти, вероятно, произошло во второй половине девонского периода - самое позднее, в последующий каменноугольный период - у тех Dipneusta, которых мы считаем предками Amphibia. Мы располагаем несколькими ископаемыми останками пятипалых амфибий, относящихся к этому периоду. Их ископаемые отпечатки есть в триасе Тюрингии (*Chirotherium*).

Тот факт, что пальцев на ногах пять, имеет огромное значение, поскольку они явно передались от амфибий всем высшим позвоночным. Человек полностью напоминает своих земноводных предков в этом отношении, да и вообще во всем строении костного скелета своих пятипалых конечностей. Внимательное сравнение скелета лягушки с нашим

собственным достаточно, чтобы показать это. Хорошо известно, что это наследственное число пальцев на ногах с давних времен имело очень большое практическое значение; на нем основана вся наша система перечисления (десятичная система, применяемая для измерения времени, массы, веса и т. д.). Нет абсолютно никакой причины, по которой на передних и задних ногах низших Amphibia, рептилий и высших позвоночных должно быть по пять пальцев, если только мы не приписываем это наследованию от общей стволовой формы. Только наследственность может объяснить это. Правда, у многих Amphibia и высших позвоночных мы находим менее пяти пальцев на ногах. Но во всех этих случаях мы можем доказать, что некоторые пальцы на ногах атрофировались и со временем были полностью утрачены.

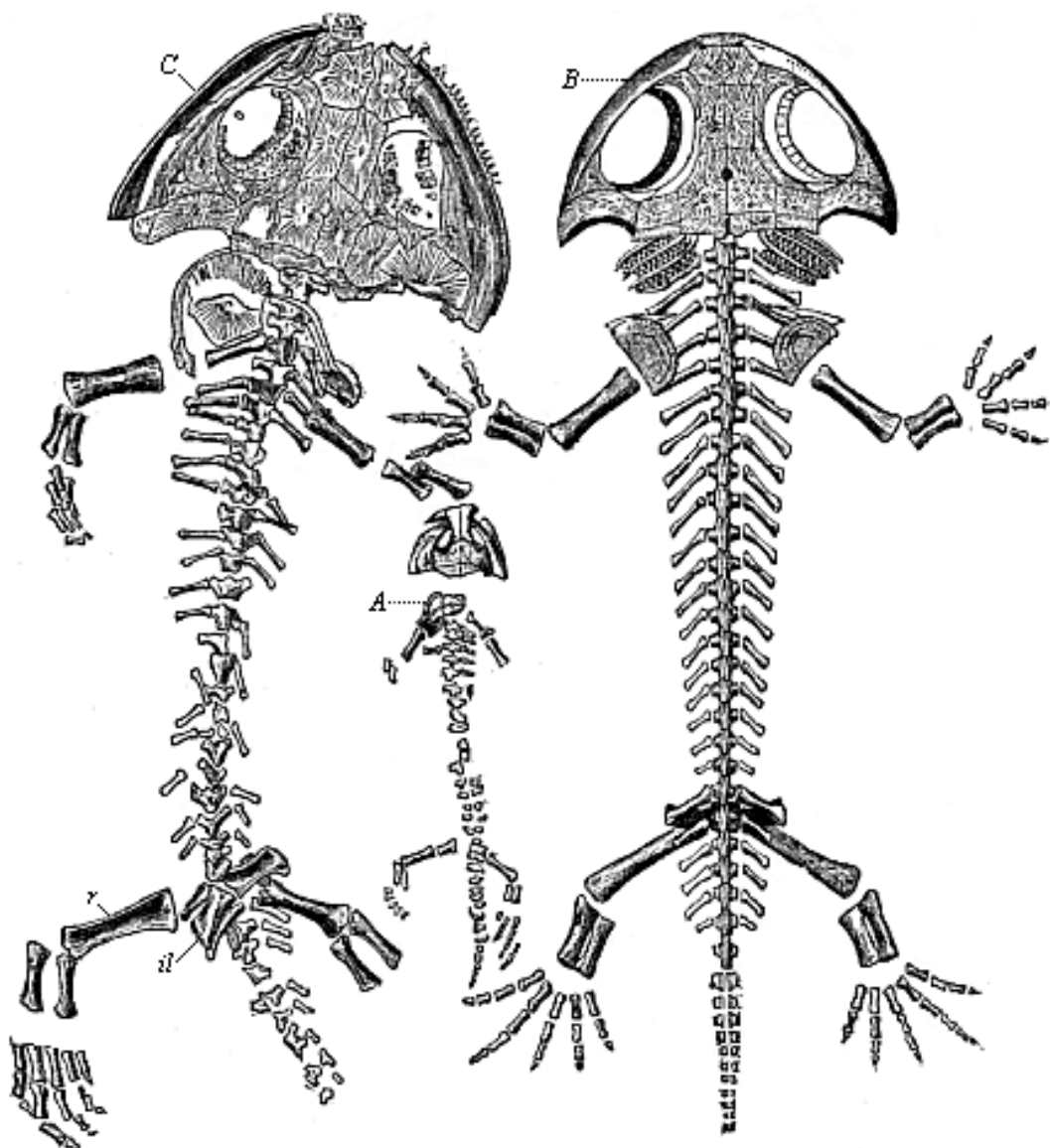


Рис. 260 - Ископаемая **амфибия из перми**, найденная в местности Плауэн близ Дрездена (*Branchiosaurus amblystomus*). (Из Креднера.) А скелет молодой личинки. В личинка, восстановленная, с жабрами. С взрослая форма.)

Причины эволюции пятипалой стопы из многопалого плавника у предка амфибий следует искать в адаптации к полному изменению функций, которое претерпели конечности при переходе от исключительно водной к частично наземной жизни. Многопалый плавник

использовался почти исключительно для передвижения в воде; теперь он должен был также поддерживать тело при ползании по твердой земле. Это привело к модификации как скелета, так и мышц конечностей. Число плавников-радиусов постепенно уменьшалось и в конце концов сократилось до пяти. Но эти пять оставшихся радиусов стали гораздо сильнее. Мягкие хрящевые радиусы превратились в костяные стержни. Аналогичным образом укреплялся и остальной скелет. Так из однорукого рычага многопалого рыбьего плавника возникла усовершенствованная многорукая рычажная система пятипалых конечностей амфибий. Движения тела становились все более разнообразными и сильными. Различные части скелетной системы и коррелирующей с ней мышечной системы стали все больше и больше дифференцироваться. Ввиду тесной взаимосвязи мышечной и нервной систем, они также значительно продвинулись в своем строении и функционировании. Поэтому мы видим, что мозг у высших *Amphibia* развит гораздо сильнее, чем у рыб, *Dipneusta* и низших *Amphibia*.



Рис. 261 - Ларва **пятнистой саламандры** (*Salamandra maculata*), вид с брюшной стороны. В центре из кишки все еще свисает желточный сак. Наружные жабры изящно разветвлены. Две пары ног еще очень малы.

Первым достижением в организации, вызванным переходом к жизни на суше, было, естественно, создание органа для дыхания - легких. Оно образовалось непосредственно из плавательного пузыря, унаследованного от рыб. Поначалу его функция была незначительной по сравнению с функцией жабр, более древнего органа для дыхания в воде. Поэтому у самых низших *Amphibia*, жаброногих, мы видим, что они, как и *Dipneusta*, большую часть своей жизни проводят в воде и дышат водой через жабры. На поверхность они поднимаются лишь через короткие промежутки времени или выползают на сушу, и тогда дышат воздухом через легкие. Но некоторые хвостатые *Amphibia* - саламандры - в молодости полностью остаются в воде, а после проводят большую часть времени на суше. Во взрослом состоянии они дышат воздухом только через легкие. То же самое относится и к наиболее продвинутому из *Amphibia*, *Batrachia* (лягушкам и жабам); некоторые из них полностью утратили форму жаброносной

личинки. ^[30]То же самое относится и к некоторым маленьким, змеевидным Amphibia, Cæcilia (которые живут в земле, как земляные черви).

[30] Мартиникская древесная лягушка (*Hylades martinicensis*) теряет жабры на седьмой, а хвост и желток - на восьмой день жизни. На девятый или десятый день после оплодотворения лягушка выходит из яйца.

Большой интерес в естественной истории Amphibia представляет их промежуточное положение между низшими и высшими позвоночными. Низшие Amphibia по своей организации очень близки к Dipneusta, живут преимущественно в воде и дышат жабрами; высшие же Amphibia так же близки к Amniotes, живут преимущественно на суше и дышат легкими. Но в молодом состоянии они похожи на первых и достигают высшей стадии только путем полного метаморфоза. Эмбриональное развитие большинства высших Amphibia до сих пор точно воспроизводит историю развития всего класса, и различные этапы продвижения низших позвоночных при переходе от водной к наземной жизни в девонском или каменноугольном периоде повторяются весной каждой лягушкой, которая развивается из яйца в наших прудах.



Рис. 262 - Личинка **обыкновенной травяной лягушки** (*Rana temporaria*), или "головастика". *m* рот, *n* пара присосок для крепления к камням, *d* кожная складка, из которой развивается жаберная крышка; за ней жаберные щели, из которых выступают ветвистые жабры (*k*), *s* хвостовые мышцы, *f* кожный плавник-бахрома хвоста.

Обыкновенная лягушка выходит из яйца в виде личинки, как и хвостатая саламандра (рис. 261), и совсем не похожа на взрослую лягушку (рис. 262). Короткое туловище заканчивается длинным хвостом, по форме и строению напоминающим хвост рыбы (*s*). Конечности вначале отсутствуют. Дыхание исключительно ветвистое, сначала через наружные (*k*), а затем через внутренние жабры. В соответствии с этим сердце имеет такое же строение, как и у рыб, и

состоит из двух отделов - предсердия, в которое поступает венозная кровь из организма, и желудочка, который направляет ее по артериям в жабры.

Личинки лягушки (или головастики, *Gyrini*) в большом количестве встречаются в наших прудах каждую весну в этой рыбьей форме, используя свои мускулистые хвосты для плавания, как и рыбы и молодые *Ascidia*. Когда они достигают определенного размера, начинается удивительный метаморфоз из рыбьей формы в лягушачью. Из пищевода вырастает слепой мешок, который расширяется в несколько просторных мешков - это легкие. Простая камера сердца делится на два отдела развитием перегородки, и одновременно происходят значительные изменения в строении главных артерий. Если раньше вся кровь поступала из ушной раковины через дуги аорты в жабры, то теперь к жабрам идет только часть крови, а другая часть попадает в легкие через новообразованную легочную артерию. От этого места артериальная кровь возвращается в левое ушко сердца, а венозная кровь собирается в правом ушке. Поскольку оба ушка открываются в один желудочек, в нем содержится смешанная кровь. На смену форме рыбы пришла форма диплодока. В ходе дальнейшего метаморфоза жабры и ветвистые сосуды полностью исчезают, а дыхание становится исключительно легочным. Позже исчезает длинный плавательный хвост, и лягушка теперь прыгает по суше с помощью выросших за это время лапок.

Этот замечательный метаморфоз *Amphibia* очень поучителен в связи с нашей человеческой генеалогией и особенно интересен тем, что различные группы реальных *Amphibia* оставались на разных стадиях своей стволовой истории в согласии с биогенетическим законом. Прежде всего, мы имеем очень низкий порядок *Amphibia* - *Sozobranchia* ("жаброногие амфибии"), которые сохраняют жабры в течение всей жизни, как и рыбы. У саламандр второго порядка жабры утрачиваются при метаморфозе, и, когда они вырастают, у них остается только легочное дыхание. Некоторые хвостатые амфибии до сих пор сохраняют жаберные щели на боках шеи, хотя сами жабры у них утрачены (*Мелорота*). Если мы заставим личинок саламандр (рис. 261) и тритонов оставаться в воде и не позволим им выбраться на сушу, то при благоприятных обстоятельствах мы сможем заставить их сохранить жабры. В таком рыбоподобном состоянии они достигают половой зрелости и всю жизнь остаются на низшей стадии жаберных *Amphibia*.

Рыбоподобный аксолотль (*Siredon pisciformis*). Раньше его считали постоянным жаберным земноводным, сохраняющим всю жизнь стадию рыбы. Но некоторые из сотен этих животных, содержащихся в Ботаническом саду в Париже, по тем или иным причинам выбрались на сушу, потеряли жабры и превратились в форму, очень похожую на саламандру (*Amblystoma*). Другие виды рода впервые стали половозрелыми именно в таком состоянии. Это было расценено как удивительное явление, хотя все обычные лягушки и саламандры повторяют метаморфозу весной. В этом случае можно шаг за шагом проследить весь процесс перехода от водного и жаберного животного к наземной легочной форме дыхания. Но то, что мы видим здесь в развитии отдельной особи, происходило со всем классом в ходе его стволовой истории.

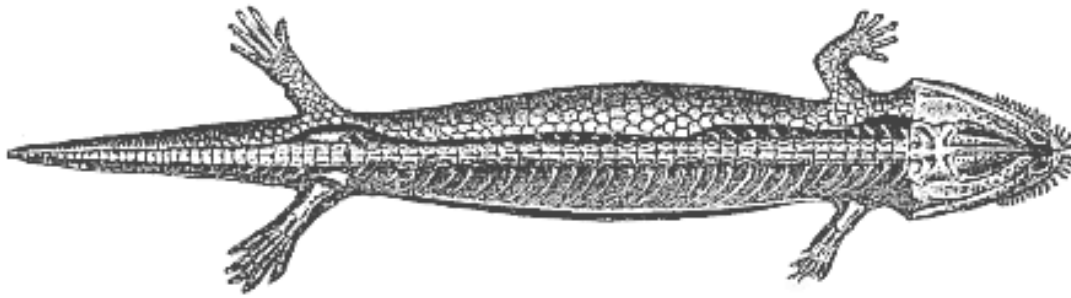


Рис. 263 - Ископаемая **почтовая амфибия** из каменноугольного периода Богемии (*Seeleya*). (Из *Фрича*) Чешуйчатый покров сохранился слева.

В третьем отряде Amphibia, *Batrachia* или *Anura*, метаморфоз идет дальше, чем у саламандр. К нему относятся различные виды жаб, кольчатые змеи, водяные лягушки, лягушки-древолазы и т. д. В процессе метаморфоза они теряют не только жабры, но и (рано или поздно) хвост.

Онтогенетическая утрата жабр и хвоста у лягушки и жабы может быть объяснена только при условии, что они произошли от длиннохвостых Amphibia типа саламандр. Это ясно и из сравнительной анатомии этих двух групп. Однако эта удивительная метаморфоза интересна еще и тем, что проливает определенный свет на филогению бесхвостых обезьян и человека. Их предки также имели длинные хвосты и жабры, как и жаброногие Amphibia, о чем ясно свидетельствуют хвост и жаберные дуги человеческого эмбриона.

По причинам сравнительно-анатомического и онтогенетического характера мы должны искать наших земноводных предков не среди бесхвостых *Batrachia*, а среди хвостатых низших Amphibia, как это, возможно, хотелось бы сделать.

Позвоночная форма, следующая за Amphibia в ряду наших предков, - это ящероподобное животное, о более раннем существовании которого можно с уверенностью судить по фактам сравнительной анатомии и онтогенеза. Живущая в Новой Зеландии *хаттерия* (рис. 264) и вымершая *Rhyncocephala* пермского периода (рис. 265) тесно связаны с этой важной стволовой формой; мы можем назвать их *протамниотами*, или примитивными амниотами. Все позвоночные выше Amphibia - три класса: рептилии, птицы и млекопитающие - настолько сильно отличаются по своей организации от всех низших позвоночных, которых мы еще не рассматривали, и имеют такое большое сходство друг с другом, что мы объединили их в одну группу под названием *амниоты*. Только в этих трех классах мы находим уже упоминавшуюся замечательную эмбриональную мембрану, которую мы называли *амнионом*; это кеногенетическая адаптация, которую мы можем рассматривать как результат погружения растущего эмбриона в желточно-кишечный мешок.

Все известные нам амниоты - все рептилии, птицы и млекопитающие (включая человека) - сходятся во многих важных моментах внутреннего строения и развития, что их происхождение от общего предка можно утверждать с достаточной уверенностью. Если доказательства сравнительной анатомии и онтогении и могут быть полностью вне подозрений, то в данном случае это, безусловно, так. Все особенности, которые сопровождают и следуют за формированием амниона и которые мы изучили при рассмотрении эмбриологии человека; все особенности развития органов, которые мы сейчас подробно рассмотрим; наконец, все основные особенности внутреннего строения взрослых амниот настолько ясно доказывают общее происхождение всех амниот от одной вымершей стволовой формы, что трудно допустить мысль об их эволюции из нескольких

независимых стволов. Эта неизвестная общая стволовая форма и есть наш примитивный амниот (*Protamnion*). По внешнему виду это было нечто среднее между саламандрой и ящерицей.

Весьма вероятно, что какая-то часть пермского периода была эпохой зарождения протамниотов. Это следует из того факта, что *Amphibia* полностью развиваются только в каменноугольном периоде, а первые ископаемые рептилии (*Palæhatteria*, *Homæosaurus*, *Proterosaurus*) встречаются ближе к концу пермского периода. Среди важных изменений в организации позвоночных, ознаменовавших появление первых амниот из саламандровых амфибий в этот период, особенно примечательны следующие три: полное исчезновение вододышащих жабр и превращение жаберных дуг в другие органы, формирование аллантаиса или примитивного мочевого мешка, а также развитие амниона.

Одной из наиболее характерных особенностей амниот является полная утрата жабр. Все амниоты, даже живущие в воде (например, морские змеи и киты), дышат воздухом через легкие, а не водой через жабры. Все *Amphibia* (за очень редким исключением) сохраняют жабры в течение некоторого времени, когда они молоды, и имеют на время (если не навсегда) ветвистое дыхание; но после них о ветвистом дыхании не может быть и речи. Сами протамниоты, должно быть, полностью отказались от водного дыхания. Тем не менее, жаберные дуги сохраняются по наследству и развиваются в совершенно разные (частично рудиментарные) органы - различные части кости языка, каркас челюстей, орган слуха и т.д. Но мы не находим у зародышей амниот ни следов жаберных листьев, ни настоящих органов дыхания на жаберных дугах.

С этим полным отказом от жабр, вероятно, связано формирование другого органа, о котором мы уже упоминали в эмбриологии, а именно аллантаиса или примитивного мочевого мешка (см. с. 166). Весьма вероятно, что мочевой пузырь дипноусых является первой структурой аллантаиса. У них мы находим мочевой пузырь, который выходит из нижней стенки заднего конца кишечника и служитместилищем для почечных выделений. Этот орган перешел к *Amphibia*, как мы видим на примере лягушки.

Образование амниона и аллантаиса, а также полное исчезновение жабр - вот основные признаки, отличающие амниот от низших позвоночных, которые мы рассматривали до сих пор. К ним можно добавить несколько подчиненных признаков, которые передаются всем амниотам и встречаются только у них. Одним из ярких эмбриональных признаков амниот является большой изгиб головы и шеи у эмбриона. В строении некоторых внутренних органов амниот мы также находим прогресс, который поднимает их над высшими из анамний. В частности, в простом желудочке сердца образуется перегородка, разделяющая его на правую и левую камеры. В связи с полной метаморфозой жаберных дуг мы наблюдаем дальнейшее развитие органов аускультации. Также наблюдается большой прогресс в строении мозга, скелета, мышечной системы и других частей. Наконец, одним из самых важных изменений является реконструкция почек. У всех ранних позвоночных мы находим примитивные почки как выделительные органы, и они появляются на ранней стадии у зародышей всех высших позвоночных вплоть до человека. Но у амниот эти примитивные почки перестают действовать на ранней стадии эмбриональной жизни, и их функцию берут на себя постоянные или вторичные почки, которые развиваются из терминального отдела проренальных протоков.

Принимая во внимание все эти особенности амниот, невозможно сомневаться в том, что все животные этой группы - рептилии, птицы и млекопитающие - имеют общее происхождение и образуют единый кровнородственный ствол. Наша раса принадлежит к этому стволу.

Человек по всем признакам своей организации и эмбрионального развития является истинным амниотом и произошел от протамниота вместе со всеми остальными амниотами. Хотя амниоты появились в конце (возможно, даже в середине) палеозойской эры, они достигли своего полного развития только в мезозойскую эру. В этот период впервые появились птицы и млекопитающие. Даже рептилии достигли наибольшего роста в это время, поэтому его называют "эпохой рептилий". Вымерший протамниот, предок всей группы, по своей организации относится к классу пресмыкающихся.

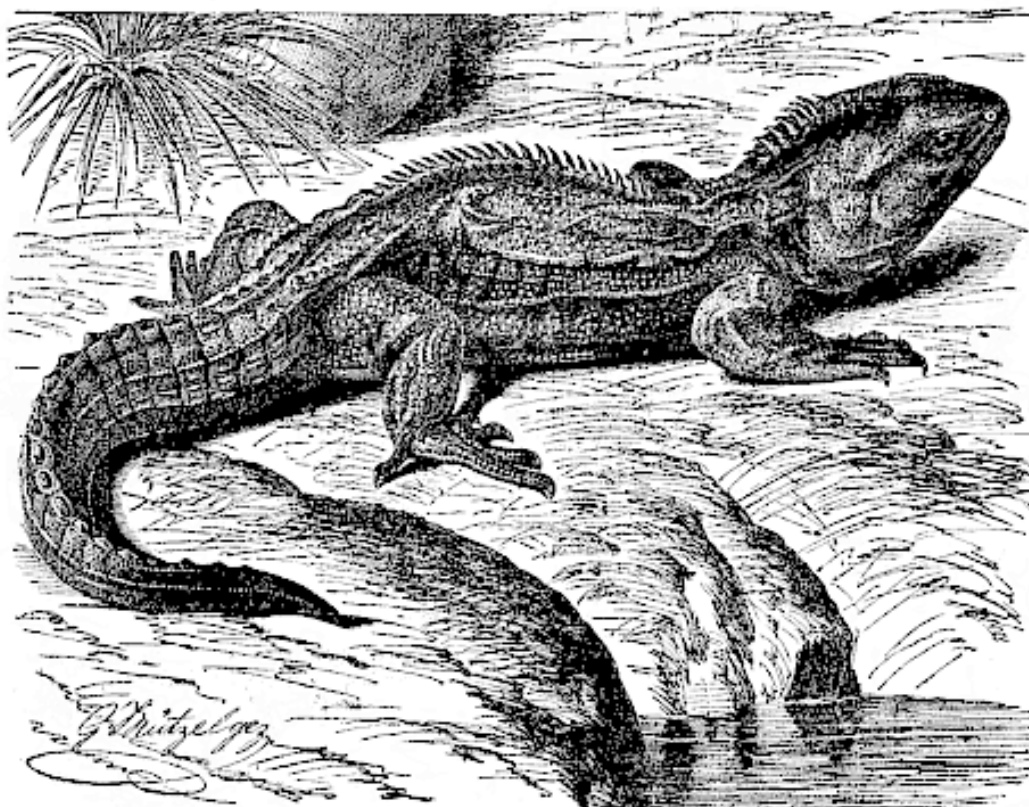


Рис. 264 - **Ящерица** (*Hatteria punctata* = *Sphenodon punctatus*) из Новой Зеландии. Единственная сохранившаяся прорептилия. (Из Брема.)

Генеалогическое древо группы амниот четко обозначено в основных линиях их палеонтологии, сравнительной анатомии и онтогении. Группа, следующая за протамниотами, разделилась на две ветви. Ветвь, которая будет интересовать нас в первую очередь, - это класс млекопитающих. Другая ветвь, которая развивалась в совершенно ином направлении и соприкасается с млекопитающими только в своей основе, - это объединенная группа пресмыкающихся и птиц; эти два класса можно, вместе с Хаксли, удобно сгруппировать как *Sauropsida*. Их общая стволовая форма - вымершая ящероподобная рептилия из порядка Rhynchoscephalia. От нее в разных направлениях развились змеи, крокодилы, черепахи и т.д. - словом, все представители класса пресмыкающихся. Но замечательный класс птиц также произошел непосредственно от одной из ветвей группы пресмыкающихся, что теперь не вызывает сомнений. Зародыши рептилий и птиц идентичны до очень поздней стадии, и имеют удивительное сходство даже позже. Все их строение настолько сходно, что ни один анатом теперь не ставит под сомнение происхождение птиц от рептилий. С другой стороны, линия млекопитающих произошла от группы *Sauromammalia*, другой ветви *Proreptilia*. В своих глубинных корнях она связана с линией рептилий, но затем полностью расходится с ней и следует по пути самобытного

развития. Человек - высший представитель этого класса, "венец творения". Гипотеза о том, что три класса высших позвоночных представляют собой единый амниотный стебель, а общий корень этого стебля находится в классе амфибий, сегодня общепризнанна.

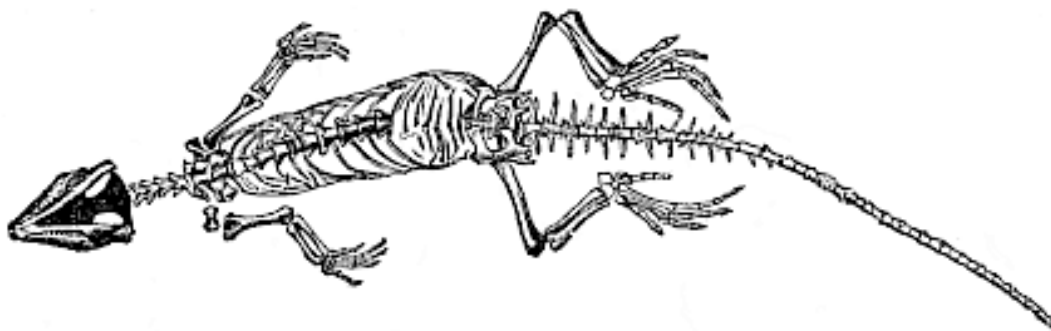


Рис. 265 - *Homœosaurus pulchellus*, прорептилия юрского периода из Кельхайма. (Из Циттеля.)

Поучительная группа пермских *Tecosauria*, общий корень, от которого произошли дивергентные стволы зауропсид и млекопитающих, заслуживает нашего особого внимания как стволовая группа всех амниот. К счастью, до наших дней сохранился живой представитель этой вымершей предковой группы - замечательная ящерица из Новой Зеландии, *Hatteria punctata* (рис. 264). Внешне она мало чем отличается от обычной ящерицы, но по многим важным пунктам внутреннего строения, особенно по примитивному строению позвоночного столба, черепа и конечностей, занимает гораздо более низкое положение и приближается к своим земноводным предкам - стегоцефалам. Таким образом, *Hatteria* - филогенетически самая древняя из всех ныне живущих рептилий, изолированный представитель пермского периода, близко напоминающий общего предка амниот. Она должна так мало отличаться от этой вымершей формы, нашего гипотетического протамниота, что мы помещаем ее рядом с прорептилиями. Замечательная пермская *палеохаттерия*, обнаруженная Креднером в 1888 году в Плауэнском рельефе в Дрездене, принадлежит к той же группе (рис. 266). Юрский род *Homœosaurus* (рис. 265), хорошо сохранившиеся скелеты которого найдены в сланцах Золенхофена, возможно, еще более тесно связан с ними.

К сожалению, многочисленные ископаемые останки пермских и триасовых токозавров, найденные нами за последние два десятилетия, в большинстве своем имеют очень плохую сохранность. Очень часто по этим фрагментам скелета мы можем сделать лишь шаткие выводы об анатомических особенностях мягких частей, которые сопутствовали костному скелету вымерших токозавров. Поэтому пока не удастся с уверенностью расположить эти важные окаменелости в ряду предков, идущих от протамниот к зауропсидам, с одной стороны, и к млекопитающим - с другой. Мнения особенно разделились относительно места в классификации и филогенетического значения замечательных *Theromorpha*. Коуп дает это название очень интересной и обширной группе вымерших наземных рептилий, от которых мы имеем только ископаемые останки из пермских и триасовых слоев. Сорок лет назад некоторые из этих пресноводных животных (*Therosauria*) были описаны Оуэном как *Anomodontia*. Но за последние двадцать лет выдающиеся американские палеонтологи Коуп и Осборн значительно расширили наши знания о них и утверждают, что стволовые формы млекопитающих следует искать в этом порядке. На самом деле, по основным параметрам строения тероморфы ближе к млекопитающим, чем любые другие рептилии. Особенно это касается теродонтов, к которым относятся *пуреозавры* и *пеликозавры* (рис. 267). Все

строение их таза и задних лап достигло той же формы, что и у Monotremes, низших млекопитающих. Образование лопатки и четырехгранной кости показывает приближение к млекопитающим, которое мы не находим ни в одной другой группе рептилий. Зубы также уже разделены на резцы, клыки и моляры. Тем не менее, очень сомнительно, что тероморфы действительно находятся в предковой линии зауромаммалов или ведут прямую линию от токозавров к самым ранним млекопитающим. Другие специалисты по этой группе считают, что это независимый легион пресмыкающихся, связанный, возможно, самым нижним корнем с савроматами, но развивавшийся совершенно независимо от млекопитающих, хотя и параллельно им во многих отношениях.

Одним из важнейших зоологических фактов, на которые мы опираемся при изучении генеалогии человеческой расы, является положение человека в классе млекопитающих. Какими бы разными ни были взгляды зоологов на это положение в деталях и на его отношения с обезьянами, ни один ученый никогда не сомневался в том, что человек является настоящим млекопитающим по всей своей организации и развитию. Линней обратил внимание на этот факт в первом издании своей знаменитой "*Системы природы*" (1735). Как можно увидеть в любом анатомическом музее или в любом руководстве по сравнительной анатомии, человеческий каркас обладает всеми характеристиками, которые присущи млекопитающим и заметно отличают их от всех других животных.

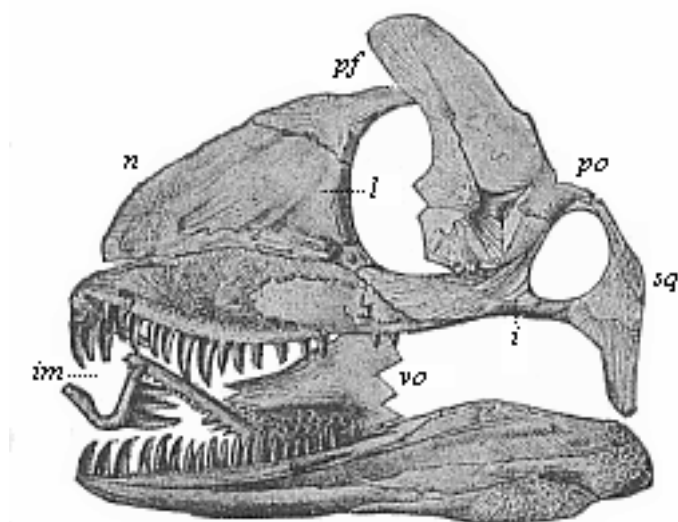


Рис. 266 - Череп **пермской ящерицы** (*Palæohatteria longicaudata*). (Из Креднера.) *n* носовая кость, *pf* лобная кость, *l* лахримальная кость, *po* посторбитальная кость, *sq* кроющая кость, *i* скуловая кость, *vo* вомер, *im* межчелюстная кость.

Если рассмотреть этот несомненный факт с точки зрения филогенеза, в свете теории происхождения, то сразу же следует, что человек имеет общее происхождение со всеми остальными млекопитающими и происходит от того же корня, что и они. Но различные признаки, по которым млекопитающие сходятся и различаются, имеют такой характер, что полифилетическая гипотеза становится совершенно неприемлемой. Невозможно допустить мысль, что все живущие и вымершие млекопитающие происходят от нескольких отдельных корней. Если мы принимаем общую теорию эволюции, мы обязаны признать монофилетическую гипотезу о происхождении всех млекопитающих (включая человека) от одной стволовой формы млекопитающих. Мы можем назвать эту давно вымершую корневую форму и ее самых ранних потомков (несколько родов одного семейства) "примитивными млекопитающими" или "стволовыми млекопитающими" (*Promammalia*). Как мы уже видели,

эта корневая форма развилась из примитивного ствола прорептилий в совершенно ином направлении, чем птицы, и вскоре отделилась от основного ствола рептилий. Различия между млекопитающими и пресмыкающимися и птицами настолько важны и характерны, что мы можем с полной уверенностью предположить такое разделение ствола позвоночных в начале развития амниот. Рептилии и птицы, которых мы объединяем в *группу зауропсид*, в целом сходятся в характерном строении черепа и мозга, которое заметно отличается от такового у млекопитающих. У большинства рептилий и птиц череп соединен с первым шейным позвонком (*атлантом*) одним, а у млекопитающих (и Amphibia) - двумя мыщелками на затылке. У первых нижняя челюсть состоит из нескольких частей и соединена с черепом так, что может двигаться с помощью специальной верхнечелюстной кости (*quadratum*); у млекопитающих нижняя челюсть состоит из одной пары костных частей, которые сочленяются непосредственно с височной костью. Кроме того, у зауропсид кожа покрыта чешуей или перьями, а у млекопитающих - волосами. Красные кровяные тельца первых имеют ядро, а вторые - нет. И наконец, две характерные черты Млекопитающих, отличающие их не только от птиц и рептилий, но и от всех остальных животных, - наличие полной диафрагмы и молочных желез, вырабатывающих молоко для питания потомства. Только у млекопитающих диафрагма образует поперечную перегородку полости тела, полностью отделяя грудную полость от брюшной. Только у млекопитающих мать сосет своих детенышей, и это по праву дало название всему классу (*матма* = грудь).

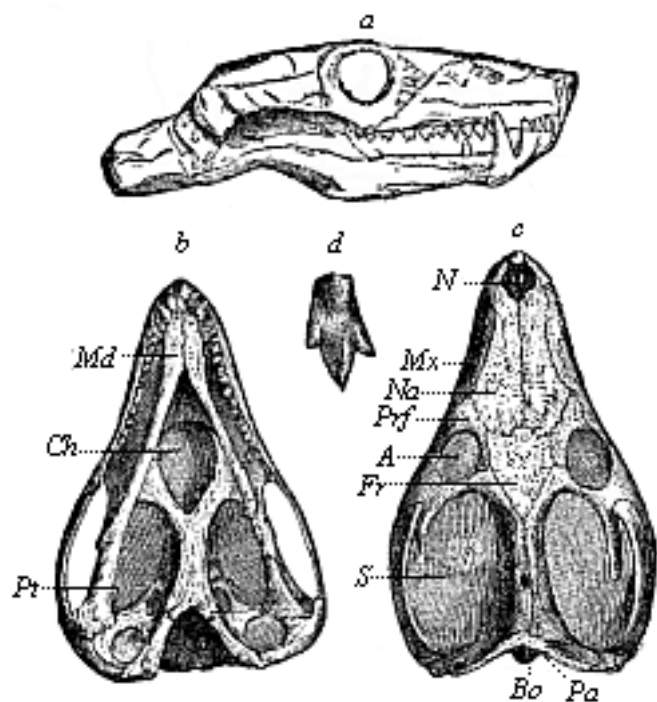


Рис. 267 - Череп **триасового тероморфа** (*Galesaurus planiceps*) из формации Кару в Южной Африке. (Из Оуэна.) а справа, b снизу, c сверху, d трехзубый зуб. N ноздри, Na носовая кость, Mx верхняя челюсть, Prf префронтальная, Fr лобная кость, A глазные ямки, S височные ямки. Pa теменной глаз, Bo сустав на затылке, Pt птеригоидная кость, Md нижняя челюсть.

Из этих бесспорных фактов сравнительной анатомии и онтогенеза абсолютно точно следует, что все млекопитающие принадлежат к одному природному стволу, который рано отделился от корня рептилий. Далее с той же абсолютной уверенностью следует, что человеческая раса также является ответвлением этого ствола. Человек разделяет все описанные мною характеристики со всеми млекопитающими и отличается ими от всех остальных животных. Наконец, из этих фактов мы с такой же уверенностью выводим те достижения в организации

позвоночных, благодаря которым одна ветвь зауромаммалов превратилась в стволовую форму млекопитающих. Главными из этих достижений были: (1) характерная модификация черепа и мозга; (2) развитие волосяного покрова; (3) полное формирование диафрагмы; и (4) развитие молочных желез и приспособление к сосанию. Другие важные изменения в строении происходили шаг за шагом.

Эпоху, когда были достигнуты эти важные успехи и заложен фундамент класса млекопитающих, можно с большой долей вероятности отнести к первому разделу мезозоя или вторичной эры - триасовому периоду. Самые древние ископаемые останки млекопитающих, которые нам известны, были найдены в пластах, относящихся к самому раннему триасовому периоду - верхнему куэперу. Одной из самых ранних форм является род *Dromatherium* из триасового периода Северной Америки (рис. 268). Их зубы до сих пор поразительно напоминают зубы пеликозавров. Следовательно, можно предположить, что это небольшое и, вероятно, насекомоядное млекопитающее принадлежало к стволовой группе *Promammals*. Мы не находим никаких положительных следов третьего и наиболее продвинутого подразделения млекопитающих - плацентарных. Они (включая человека) гораздо моложе, и мы не находим их бесспорных ископаемых останков вплоть до кайнозойской эры, или третичного периода. Этот палеонтологический факт очень важен, поскольку полностью согласуется с эволюционной последовательностью отрядов млекопитающих, выведенной из их сравнительной анатомии и онтогенеза.

Последняя наука учит нас, что весь класс млекопитающих делится на три основные группы или подкласса, которые соответствуют трем последовательным филогенетическим стадиям. Эти три стадии, которые также представляют три важных этапа в нашей человеческой генеалогии, были впервые выделены в 1816 году выдающимся французским зоологом Бленвилем и получили названия *Ornithodelphia*, *Didelphia* и *Monodelphia*, в зависимости от строения женских органов (*delphys* = матка или утроба). Впоследствии Хаксли дал им названия *Prototheria*, *Metatheria* и *Epitheria*. Но эти три подкласса настолько сильно отличаются друг от друга не только по строению половых органов, но и по многим другим параметрам, что мы можем с уверенностью выдвинуть следующий важный филогенетический тезис: Монодельфии, или плацентарные, происходят от дидельфий, или сумчатых, а те, в свою очередь, от однопроходных, или орнитодельфий.

Таким образом, мы должны рассматривать в качестве двадцать первой ступени нашего генеалогического древа самую раннюю и самую низкую главную группу млекопитающих - подкласс *Monotremes* ("клоака-животные", *Ornithodelphia*, или *Prototheria*, рис. 269 и 270). Свое название они получили от клоаки, которая у них общая со всеми низшими позвоночными. Эта клоака является общим отверстием для прохождения экскрементов, мочи и половых продуктов. Мочевые и половые каналы открываются в заднюю часть кишечника, в то время как у всех остальных млекопитающих они отделены от прямой кишки и ануса. Последние имеют специальное уро-генитальное отверстие (*porus urogenitalis*). Мочевой пузырь также открывается в клоаку у однопроходных, причем отдельно от двух мочевых протоков; у всех остальных млекопитающих последние открываются непосредственно в мочевой пузырь. В 1884 году Хаак и Колдуэлл доказали, что *Monotremes* откладывают крупные яйца, как рептилии, в то время как все остальные млекопитающие живородящие. В 1894 году Ричард Семон доказал, что эти крупные яйца, богатые пищевым желтком, имеют частичную сегментацию и дискоидную гастрюляцию, как я гипотетически предположил в 1879 году; здесь они снова напоминают своих рептильных предков. Строение молочной железы также своеобразно у однопроходных. У них в железах нет сосков для сосания молодым животным, а есть особая часть молочной железы, пронизанная

отверстиями наподобие сита, из которой выходит молоко, и молодой монотрем должен его слизывать. Кроме того, мозг монотремы развит очень слабо. Он слабее, чем у других млекопитающих. Передний мозг, или головной мозг, в частности, настолько мал, что не покрывает мозжечок. В скелете (рис. 270) любопытно формирование лопатки среди других частей; оно совершенно отличается от такового у других млекопитающих и скорее совпадает с таковым у рептилий и амфибий. Как и у них, у однопроходных сильно развит *каракоидеум*. Из этих и других, менее заметных характеристик следует, что однопроходные занимают самое низкое место среди млекопитающих и представляют собой переходную группу между *Tososauria* и остальными млекопитающими. Все эти замечательные рептильные признаки должны были быть присущи стволу всего класса млекопитающих, промаммалу триасового периода, и были унаследованы от прорептилий.

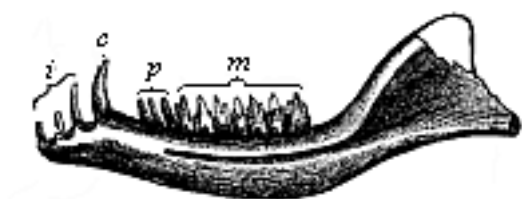


Рис. 268 - Нижняя **челюсть примитивного млекопитающего или промаммала** (*Dromatherium silvestre*) из триасового периода Северной Америки. *i* резцы, *c* клыки, *p* премоляры, *m* моляры. (Из Дёдерляйна.)

В триасовом и юрском периодах подкласс однопроходных был представлен целым рядом различных стволовых млекопитающих. В последнее время в мезозойских толщах Европы, Африки и Америки были обнаружены многочисленные ископаемые останки этих животных. На сегодняшний день сохранилось всего два экземпляра этой группы, которых мы относим к семейству утконосов, *Ornithostoma*. Они обитают только в Австралии и на соседнем острове Земля Ван Демана (или Тасмания); с каждым годом их становится все меньше, и вскоре они, как и их кровные родственники, будут причислены к вымершим животным. Одна из форм живет в реках и строит подземные жилища на берегах; это *Ornithorhynchus paradoxus*, с перепончатыми лапами, густым мягким мехом и широкими плоскими челюстями, очень похожими на утиный клюв (рис. 269, 270). Другой вид, сухопутный утконос, или колючий муравьед (*Echidna hystrix*), очень похож на муравьедов своими повадками и своеобразным строением тонкой морды и очень длинного языка; он покрыт иглами и может сворачиваться, как еж. Похожая форма (*Parechidna Bruyni*) недавно была найдена в Новой Гвинее.

Эти современные *Ornithostoma* - разрозненные выжившие представители обширной мезозойской группы *Monotremes*; поэтому они представляют такой же интерес для истории ствола млекопитающих, как живые стволовые рептилии (*Hatteria*) для истории рептилий, а изолированные *Acrania* (*Amphioxus*) для филогении ствола позвоночных.

Внешне австралийские утконосы отличаются беззубым, как у птиц, клювом или рылом. Отсутствие настоящих костных зубов - поздний результат адаптации, как и у беззубых плацентарных (*Edentata*, броненосцы и муравьеды). Вымершие монотремы, к которым принадлежали *Promammalia*, должны были иметь развитые зубы, унаследованные от рептилий. В последнее время небольшие зачатки настоящих коренных зубов были обнаружены у молодых особей *Ornithorhynchus*, у которых вместо настоящих зубов в челюстях имеются роговые пластинки.

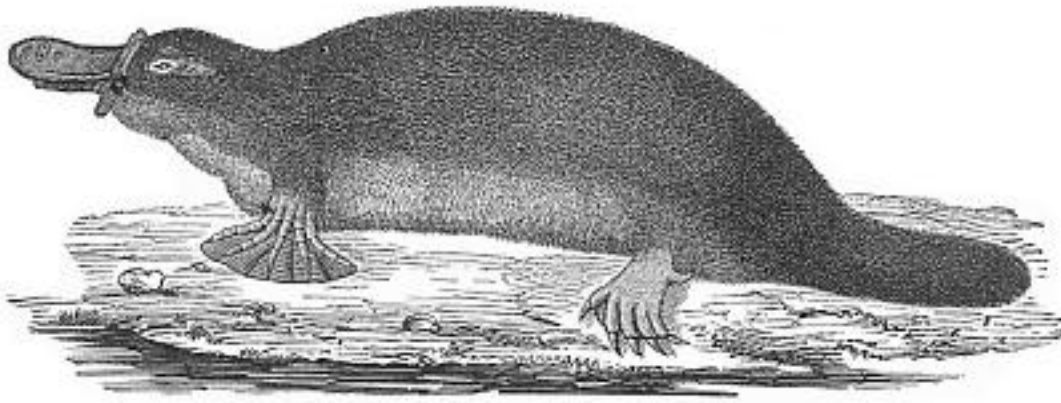


Рис. 269 - Орниторинх или утиный крот. (*Ornithorhynchus paradoxus*).

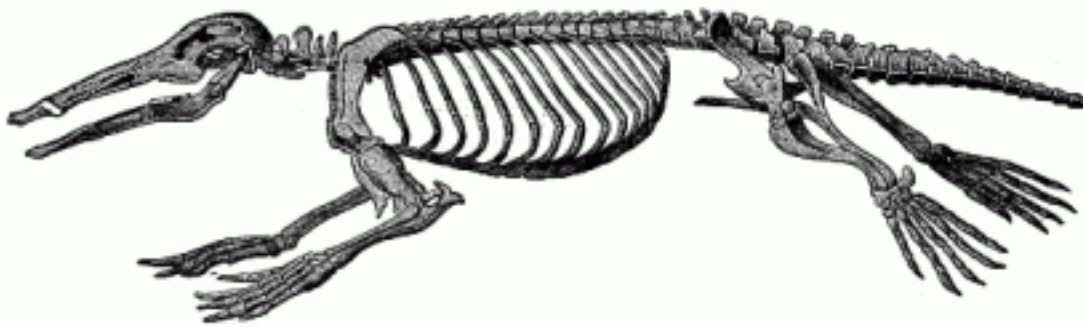


Рис. 270 - Скелет орниторинха.

Живые Ornithostoma и стволовые формы сумчатых (или *дидельфий*) должны рассматриваться как две широко расходящиеся линии от Promammals. Этот второй подкласс млекопитающих очень интересен как идеальная промежуточная стадия между двумя другими. В то время как сумчатые сохранили значительную часть характеристик однопроходных, они также приобрели некоторые из основных черт плацентарных. Некоторые черты присущи и сумчатым, например, строение мужских и женских половых органов и форма нижней челюсти. Сумчатых отличает своеобразный крючкообразный костный отросток, отходящий от угла нижней челюсти и направленный внутрь. Поскольку у большинства плацентарных этот отросток отсутствует, мы можем с определенной вероятностью распознать сумчатых только по этому признаку. Большинство останков млекопитающих, которые мы имеем из юрских и меловых отложений, - это просто нижние челюсти, и большинство челюстей, найденных в юрских отложениях в Стоунсфилде и Пурбеке, имеют особый крючкообразный отросток, характерный для нижней челюсти сумчатых. Основываясь на этом палеонтологическом факте, мы можем предположить, что они принадлежали сумчатым. Похоже, что плацентарные не существовали в середине мезозойской эры - только ближе к ее концу (в меловом периоде). Во всяком случае, мы не располагаем ископаемыми останками достоверных плацентарных того периода.

Существующие сумчатые, среди которых наиболее известны растительноядный кенгуру и плотоядный опоссум (рис. 272), сильно отличаются по строению, форме и размерам и во многом соответствуют различным отрядам плацентарных. Большинство из них обитает в

Австралии и на небольшой части Австралийских и Восточно-Малайских островов. Сейчас на материковой части Европы, Азии или Африки нет ни одного живого сумчатого. В мезозойскую и даже в кайнозойскую эру все было совсем иначе. Осадочные отложения этих периодов содержат огромное количество и разнообразие останков сумчатых, иногда колоссальных размеров, в разных частях Земли и даже в Европе. Из этого можно сделать вывод, что ныне существующие сумчатые являются остатками обширной ранней группы, которая была распространена по всей Земле. В третичном периоде она была вынуждена уступить в борьбе за жизнь более мощным плацентарным. Выжившие представители этой группы смогли сохранить жизнь в Австралии и Южной Америке, потому что первая была полностью отделена от других частей Земли в течение всего третичного периода, а вторая - в течение большей его части.



Рис. 271 - Нижняя **челюсть промаммала** (*Dryolestes priscus*) из юрского периода в толще Фельзен. (Из Марша.)

Из сравнительной анатомии и онтогении существующих сумчатых можно сделать очень интересные выводы об их промежуточном положении между ранними однопроходными и более поздними плацентарными. Дефектное развитие мозга (особенно головного), наличие сумчатых костей и простое строение аллантаиса (без плаценты) сумчатые унаследовали от однопроходных и сохранили многие другие особенности. С другой стороны, они утратили самостоятельную кость (*caracoideum*) на лопатке. Но более важным достижением является исчезновение клоаки; прямая кишка и анус отделены перегородкой от мочеполового отверстия (*sinus urogenitalis*). Кроме того, у всех сумчатых на молочных железах расположены соски, которые сосет новорожденное животное. Соски проходят в полость мешочка или кармана на брюшной стороне матери, который поддерживается парой сумчатых костей. Молодые рождаются в очень несовершенном состоянии и еще некоторое время носят мать в мешочке, пока не достигнут полного развития (рис. 272). У гигантского кенгуру, который ростом с человека, эмбрион развивается в матке только месяц, затем рождается в очень несовершенном состоянии и заканчивает свой рост в материнской сумке (*marsupium*); он остается в ней около девяти месяцев и сначала постоянно держится за сосок молочной железы.

Из этих и других характеристик (особенно из особенностей строения внутренних и внешних половых органов у самцов и самок) ясно, что мы должны рассматривать весь подкласс сумчатых как одну стволовую группу, которая развилась из *Promammalia*. От одной ветви этих сумчатых (возможно, от нескольких) впоследствии произошли стволовые формы высших млекопитающих - плацентарных. Из существующих форм сумчатых, которые претерпели различные изменения в результате адаптации к различным условиям среды, семейство опоссумов (*Didelphida* или *Pedimana*) кажется самым древним и наиболее близким к общей стволу форме всего класса. К этому семейству принадлежат крабоядный опоссум из Бразилии (рис. 272) и опоссум из Виргинии, по эмбриологии которого Селенка дал нам ценный труд (ср. рис. 63-67 и 131-135). Эти дидельфиды лазают по деревьям подобно обезьянам, хватаясь за ветви задними лапами в форме рук. Из этого

можно сделать вывод, что стебельчатые формы приматов, которых мы должны рассматривать как самых ранних лемуридов, произошли непосредственно от опоссума. Однако не стоит забывать, что превращение пятипалой ноги в предплечье является полифилетическим. Привычка лазать по деревьям и хвататься за их ветви ногами во многих случаях привела к тому, что большой палец или большой палец ноги стал противостоять остальным пальцам, что делает руку гибкой. Мы видим это у лазающих ящериц (хамелеон), птиц и обитающих на деревьях млекопитающих различных порядков.



Рис. 272 - **Опоссум, питающийся крабами** (*Philander cancrivorus*). У самки в сумке три птенца. (Из Брема.)

Некоторые зоологи в последнее время выдвигают противоположное мнение, согласно которому сумчатые представляют собой совершенно самостоятельный подкласс млекопитающих, не имеющий прямого отношения к плацентарным и развивающийся независимо от них из однопроводных. Но это мнение оказывается несостоятельным, если внимательно изучить всю организацию трех подклассов и не делать главный акцент на случайных особенностях и вторичных адаптациях (таких, как формирование сумчатых). Тогда становится ясно, что сумчатые - живородящие млекопитающие без плаценты - являются необходимым переходом от яйцезакрывающих однопроводных к высшим плацентарным с хорион-ворсинками. В этом смысле класс сумчатых, безусловно, содержит некоторых предков человека.

Глава XXIII.

НАШИ ОБЕЗЬЯНЫ И ПРЕДКИ

Длинный ряд животных форм, которые мы должны рассматривать как предков нашей расы, по мере развития нашего филогенетического исследования ограничивался все более узкими кругами. Подавляющее большинство известных животных не попадает в линию наших предков, и даже в пределах позвоночного ствола их обнаруживается лишь небольшое число. В самом продвинутом классе позвоночных, млекопитающих, есть всего несколько семейств, которые непосредственно относятся к нашему генеалогическому дереву. Наиболее важными из них являются обезьяны и их предшественники, полуобезьяны, а также самые ранние плацентарные (*Prochoriata*).

Плацентарные (их еще называют *хориаты*, *монодельфии*, *эвтерии* или *эпитерии*) отличаются от только что рассмотренных низших млекопитающих, однопроходных и сумчатых, рядом ярких особенностей. Человек обладает всеми этими отличительными чертами, и это очень важный факт. На основании самых тщательных сравнительно-анатомических и онтогенетических исследований мы можем сформулировать тезис: "Человек - во всех отношениях истинный плацентарный". Он обладает всеми характеристиками строения и развития, которые отличают плацентарных от двух низших отделов млекопитающих и, по сути, от всех остальных животных. Среди этих характеристик мы должны особенно отметить более совершенное развитие мозга. Передний мозг, или cerebrum, у них развит гораздо сильнее, чем у низших животных. *Трупная мозоль*, которая образует своего рода широкий мост, соединяющий два полушария головного мозга, полностью сформирована только у плацентарных; у сумчатых и однопроходных она очень рудиментарна. Правда, низшие плацентарные не так уж далеко ушли от сумчатых в развитии головного мозга, но внутри группы плацентарных мы можем проследить непрерывную градацию прогрессивного развития мозга, постепенно поднимаясь от этой низшей стадии до развитого психического органа приматов и человека. Человеческая душа - физиологическая функция мозга - в действительности является лишь более совершенной обезьяньей душой.

Молочные железы плацентарных снабжены сосками, как у сумчатых; но мы никогда не находим у плацентарных мешочка, в котором последние вынашивают и выкармливают своих детенышей. Нет у них и сумчатых костей в брюшной стенке на передней границе таза, которые у сумчатых общие с однопроходными и которые образуются в результате частичного окостенения сухожилий внутренней косой мышцы живота. У некоторых плотоядных их остатки незначительны. У плацентарных также отсутствует крючкообразный отросток на углу нижней челюсти, который встречается у сумчатых.

Однако особенностью, которая характеризует плацентарных прежде всего и которая дала название всему подклассу, является образование плаценты. Мы уже рассматривали образование и значение этого замечательного эмбрионального органа, когда прослеживали развитие хориона и аллантаиса у человеческого эмбриона (стр. 165-9) Мочевой мешок или аллантаис, любопытный пузырек, который вырастает из задней части кишечника, имеет в основном такое же строение и функцию у человеческого эмбриона, как и у всех других амниот (ср. рис. 194-6). Есть лишь второстепенное отличие, на котором ошибочно делается большой акцент, заключающийся в том, что у человека и высших приматов первоначальная полость аллантаиса быстро дегенерирует, и его рудимент выпячивается в виде сплошного выступа из примитивной кишки. Тонкая стенка аллантаиса состоит из тех же двух слоев или мембран, что и стенка кишечника: слой кишечной железы внутри и слой кишечной

клетчатки снаружи. В кишечно-волокнутом слое аллантаиса находятся крупные кровеносные сосуды, которые служат для питания и особенно дыхания эмбриона - пупочные сосуды (с. 170). У рептилий и птиц аллантаис увеличивается в просторный мешок, который окружает эмбрион амнионом и не соединяется с наружной плодной оболочкой (хорионом). Так происходит и у низших млекопитающих, яйцекладущих однопроходных и большинства сумчатых. Только у некоторых более поздних сумчатых (*Peramelida*) и всех плацентарных аллантаис превращается в характерную и удивительную структуру, которую мы называем **плацентой**.

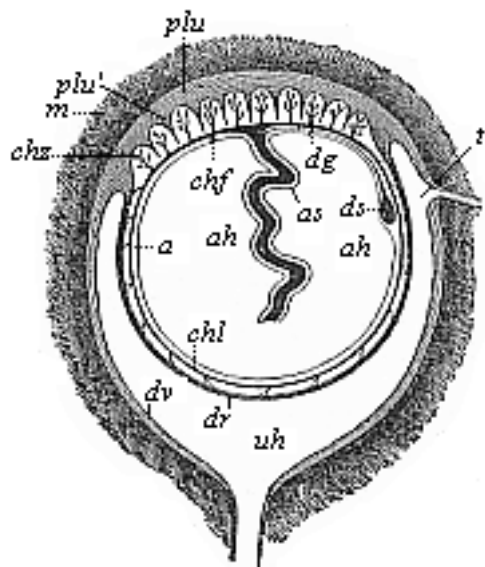


Рис. 273 - Плодные **оболочки человеческого эмбриона** (схематично). *m* толстая мышечная стенка матки. *plu* плацента [внутренний слой (*plu'*) которой своими отростками проникает в хорион-ворсинки (*chz*)]. *chf* tufted, *chl* smooth chorion. *a* amnion, *ah* amniotic cavity, *as* amniotic sheath of the umbilical cord (which passes under into the navel of the embryo-not given here), *dg* vitelline duct, *ds* yolk sac, *dv*, *dr* decidua (vera and reflexa). Полость матки (*uh*) открывается внизу во влагалище, а сверху справа в яйцевод (*t*). (Из Kölliker.)

Плацента образуется из ветвей кровеносных сосудов в стенке аллантаиса, прорастающих в полые эктодермальные ворсинки (ворсины) хориона, которые впадают в соответствующие углубления в слизистой оболочке матки. Последняя также обильно пронизана кровеносными сосудами, по которым кровь матери поступает к эмбриону. Поскольку перегородка в ворсинках между материнскими кровеносными сосудами и сосудами плода очень тонкая, между ними происходит прямой обмен жидкостью, и это имеет огромное значение для питания молодого млекопитающего. Правда, материнские сосуды не полностью переходят в сосуды плода, так что два вида крови просто смешиваются. Но перегородка между ними настолько тонка, что питательная жидкость легко проходит через нее. С помощью этой транссудации или диосмоса обмен жидкостями происходит без труда. Чем крупнее эмбрион у плацентарных и чем дольше он находится в утробе матери, тем более необходимы специальные структуры для обеспечения его большого потребления пищи.

В этом отношении существует очень заметное различие между низшими и высшими млекопитающими. У сумчатых, у которых эмбрион находится в утробе сравнительно недолго и рождается в очень незрелом состоянии, для его питания достаточно сосудов в желточном пузыре и аллантаисе, как это происходит у однопроходных, птиц и рептилий. Но у плацентарных, где беременность длится долго, а эмбрион достигает своего полного

развития под защитой оболочек, необходим новый механизм для прямого снабжения большим количеством пищи, и этому замечательно отвечает образование плаценты.

Ветви кровеносных сосудов проникают в хорион-ворсинки изнутри, начинаясь от кишечноволокнистого слоя аллантаоиса и принося кровь плода по пупочным сосудам (рис. 273 хз). С другой стороны, в слизистой оболочке, покрывающей внутреннюю поверхность матки, развивается густая сеть кровеносных сосудов, особенно в области углублений, в которые проникают хорион-виллы (*plu*). Эта сеть артерий содержит материнскую кровь, принесенную маточными сосудами. По мере того как соединительная ткань между расширенными капиллярами матки исчезает, появляются широкие полости, заполненные материнской кровью, в которые проникают хорион-ворсинки зародыша. Совокупность этих сосудов обоих видов, которые так тесно взаимосвязаны в этой точке, вместе с соединительной и обволакивающей тканью, и есть *плацента*. Таким образом, плацента состоит из двух различных, хотя и тесно связанных между собой частей - плодной плаценты (рис. 273) внутри и материнской или маточной плаценты (*plu*) снаружи. Последняя состоит из слизистой оболочки матки и ее кровеносных сосудов, а первая - из ворсистого хориона и пупочных сосудов эмбриона (см. рис. 196).

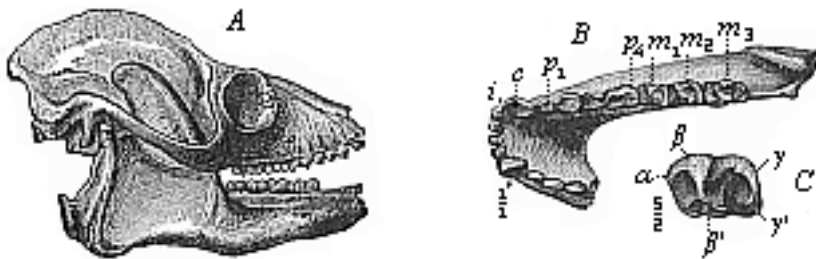


Рис. 274 - Череп **ископаемого лемура** (*Adapis parisiensis*) из миоцена в Кверси. А - вид сбоку справа. В нижняя челюсть, С нижний моляр, *i* резцы, *c* клыки, *p* премоляры, *m* моляры.

То, как эти два вида сосудов сочетаются в плаценте, а также ее строение, форма и размеры сильно отличаются у различных плацентарных; в некоторой степени они дают нам ценные данные для естественной классификации, а значит, и филогении всего этого подкласса. На основании этих различий мы делим его на два основных отдела: низшие плацентарные, или *Indecidua*, и высшие плацентарные, или *Deciduata*.

К *Indecidua* относятся три важные группы млекопитающих: лемуры (*Prosimiæ*), копытные (тапиры, лошади, свиньи, жвачные и т.д.) и китообразные (дельфины и киты). У этих *Indecidua* ворсинки распределены по всей поверхности хориона (или его большей части) поодиночке или группами. Они лишь слабо связаны со слизистой оболочкой матки, так что всю плодную оболочку с ворсинками можно легко извлечь из маточных впадин, как руку из перчатки. Ни на одном участке поверхности соприкосновения двух плацент не происходит их реального слияния. Поэтому при рождении отходит только fetalная плацента, а маточная плацента не отрывается вместе с ней.

Во втором, более высоком отделе плацентарных - *Deciduata* - формирование плаценты происходит совершенно иначе. Здесь снова вся поверхность хориона вначале густо покрыта ворсинками. Но затем они исчезают с одной части поверхности и становятся пропорционально толще на другой. Таким образом, различают гладкий хорион (*chorion laeve*, рис. 273 chl) и густоволокнистый хорион (*chorion frondosum*, рис. 273 chf). Первый имеет лишь несколько мелких ворсинок или не имеет их вовсе; второй густо покрыт крупными и хорошо развитыми ворсинками; только он и составляет плаценту. У

подавляющего большинства Deciduata плацента имеет ту же форму, что и у человека > (рис. 197 и 200), а именно толстый, круглый диск, похожий на пирог; то же самое мы находим у насекомых, хироптеров, грызунов и приматов. Эта *дископлацента* лежит на одной стороне хориона. Но у Sarcotheria (как у плотоядных, так и у тюленей, *Pinnipedia*), а также у слона и некоторых других Deciduates мы находим *зоноплаценту*; у них богатая масса ворсинок проходит, как пояс, вокруг середины эллипсовидного хориона, два полюса которого свободны от них.

Еще более характерным для Deciduates является своеобразная и очень тесная связь между *хорионом* (*chorion frondosum*) и соответствующей частью слизистой оболочки матки, которую мы должны рассматривать как настоящее слияние этих двух частей. Ворсинки хориона проталкивают свои отростки в наполненные кровью ткани оболочки матки, и сосуды каждого из них соединяются настолько тесно, что уже невозможно отделить плодную от материнской плаценты; отныне они образуют компактную и, по-видимому, простую плаценту. Вследствие этого слияния при рождении целый кусок выстилки матки отходит вместе с переплетенной с ней фетальной мембраной. Этот кусок называется "отпадающей" мембраной (*decidua*). Ее также называют серозной (губчатой) мембраной, потому что она пронизана, как сито или губка. Все высшие плацентарные, у которых есть эта децидуальная оболочка, классифицируются как "децидуальные". Отрыв децидуа при рождении естественным образом приводит к потере матерью некоторого количества крови, чего не происходит у индецидуа. Последняя часть оболочки матки должна быть восстановлена новым ростом после рождения в Deciduates. (Ср. рис. 199, 200, с. 168-70.)

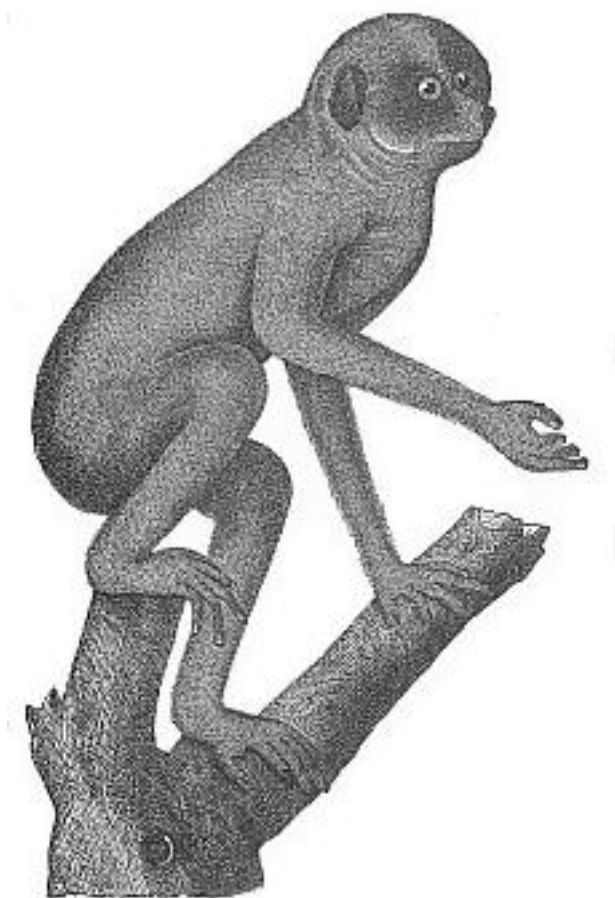


Рис. 275 - Цейлонский **стройный лори** (*Stenops gracilis*), бесхвостый лемур.

В различных отрядах Deciduates плацента значительно отличается как по внешней форме, так и по внутреннему строению. Обширные исследования последних десяти лет показали, что среди высших млекопитающих существует больше различий в этих аспектах, чем предполагалось ранее. Физиологическая работа этого важного эмбрионального органа, питание плода во время его долгого пребывания в утробе матери, выполняется в различных группах плацентарных очень разными и иногда очень сложными структурами. Недавно они были полностью описаны Гансом Штралем.

Филогения плаценты стала более понятной благодаря тому, что мы обнаружили ряд ее переходных форм. У некоторых сумчатых (*Perameles*) есть начало плаценты. У некоторых лемуру (*Tarsius*) развита дисковидная плацента с децидуа.

В то время как эти важные результаты сравнительной эмбриологии в последние несколько лет бросают дополнительный свет на тесную кровную связь человека и антропоидных обезьян (стр. 172), большой прогресс палеонтологии в то же время позволяет нам глубже понять историю происхождения группы плацентарных. В седьмой главе своей "*Систематической филогении позвоночных*" я выдвинул гипотезу о том, что плацентарные образуют единый ствол с множеством ветвей, который развился из более древней группы сумчатых (*Prodidelphia*). Четыре больших легиона плацентарных - грызуны, копытные, плотоядные и приматы - сегодня резко разделены по важным признакам организации. Но если мы рассмотрим их вымерших предков третичного периода, то различия постепенно исчезают, чем глубже мы погружаемся в кайнозойские отложения, и в конце концов мы обнаруживаем, что они исчезают совсем. Примитивные стволовые формы грызунов (*Esthonychida*), копытных (*Chondylarthra*), карназиев (*Ictopsida*) и приматов (*Lemuravida*) в начале третичного периода были настолько тесно связаны между собой, что мы могли бы объединить их в разные семейства одного порядка - проплацентарных (*Mallotheria* или *Prochoriata*).

Таким образом, подавляющее большинство плацентарных не имеет прямого и близкого родства с человеком, а только легион приматов. В настоящее время их принято делить на три порядка: полуобезьяны (*Prosimiæ*), обезьяны (*Simiæ*) и человек (*Anthropi*). Лемуры, или полуобезьяны, - это стволовая группа, происходящая от более древних маллотерий мелового периода. От них в третичном периоде произошли обезьяны, из которых к его концу сформировался человек.

Лемуры (*Prosimiæ*) имеют мало живых представителей. Но они очень интересны и являются последними выжившими представителями некогда обширной группы. Мы находим множество их ископаемых останков в более древних третичных отложениях Европы и Северной Америки, в эоцене и миоцене. Мы выделяем два подотряда - ископаемых лемуравид и современных лемуругонов. Самые ранние и примитивные формы лемуравид - пахилемуры (*Hypopsodina*); они следуют за самыми ранними плацентарными (*Prochoriata*) и имеют типичный полный прикус с сорока четырьмя зубами (3.1.4.3., более 3.1.4.3.). Некролемуры (*Adapida*, рис. 274) имеют только сорок зубов и потеряли по одному резцу в каждой челюсти (2.1.4.3. над 2.1.4.3.). Зубы еще более редуцированы у лемуругонов (*Autolemures*), которые обычно имеют только тридцать шесть зубов (2.1.3.3. более 2.1.3.3.). Эти уцелевшие виды разбросаны далеко по южной части Старого Света. Большинство видов обитает на Мадагаскаре, некоторые - на Зондских островах, другие - на материковой части Азии и Африки. Это мрачные и меланхоличные животные; они ведут спокойный образ жизни, лазают по деревьям, питаются фруктами и насекомыми. Они бывают разных видов. Некоторые из них тесно связаны с сумчатыми (особенно с опоссумом). Другие (*Macrotarsi*) ближе к насекомоядным (*Insectivora*), третьи (*Chiromys*) - к грызунам. Некоторые лемуры

(*Brachytarsi*) близко подходят к настоящим обезьянам. Многочисленные ископаемые останки полуобезьян и приматов, найденные недавно в третичных отложениях, позволяют считать, что предки человека в течение этого длительного периода были представлены несколькими различными видами. Некоторые из них были почти такими же крупными, как люди, например, дильювиальный лемурион *Megaladapis* с Мадагаскара.



Рис. 276 - **Белоносая обезьяна** (*Cercopithecus petaurista*).

За лемурами следуют настоящие обезьяны (*Simiæ*), двадцать шестая ступень в нашей родословной. Уже давно не вызывает сомнений, что обезьяны во всех отношениях ближе всего к человеку из всех животных. Как низшие обезьяны приближаются к лемурам, так и высшие - к человеку. Внимательно изучая сравнительную анатомию обезьян и человека, мы можем проследить постепенный и непрерывный прогресс в организации обезьяны до чисто человеческого каркаса, и после беспристрастного изучения "проблемы обезьян", которая в последние годы обсуждается с таким страстным интересом, мы безошибочно приходим к важному выводу, впервые сформулированному Хаксли в 1863 году: "Какие бы системы органов мы ни взяли, сравнение их модификаций в ряду приматов приводит к одному и тому же результату: анатомические различия, отделяющие человека от гориллы и шимпанзе, не столь велики, как те, что отделяют гориллу от низших приматов". В переводе на филогенетический язык этот "закон питекантропа", так мастерски сформулированный Хаксли, вполне эквивалентен популярному высказыванию: "Человек произошел от обезьяны".

В самом первом изложении своей глубокой естественной классификации (1735) Линней поместил антропоидных млекопитающих во главе животного царства с тремя родами: человек, обезьяна и ленивец. Впоследствии он назвал их "приматами" - "властелинами" животного мира; он также отделил лемура от настоящей обезьяны и отверг ленивца. Позднее зоологи разделили порядок приматов. Сначала геттингенский анатом Блюменбах основал особый порядок для человека, который назвал *Bimana* ("двурукие"); во второй порядок он объединил обезьян и лемуринов под названием *Quadrumana* ("четырёхрукие"); третий порядок был образован из отдаленно родственных *Chiroptera* (летучие мыши и др.). Разделение на биманов и квадруманов было сохранено Кювье и большинством последующих зоологов. Оно кажется чрезвычайно важным, но, по сути, совершенно ошибочно. Впервые это было показано в 1863 году Хаксли в его знаменитой книге *"Место человека в природе"*. На основе

тщательных сравнительно-анатомических исследований он доказал, что обезьяны так же истинно "двуруки", как и человек; или, если мы предпочитаем обратное, что человек так же истинно четырехрукий, как и обезьяна. Он убедительно показал, что представления о руке и ноге были неверно определены и неправомерно основаны на физиологических, а не морфологических основаниях. То обстоятельство, что мы противопоставляем большой палец остальным четырем пальцам нашей руки и таким образом можем хватать предметы, казалось особым отличием руки в отличие от стопы, в которой соответствующий большой палец не может быть противопоставлен остальным. Но обезьяны могут хватать задней лапой так же, как и передней, и поэтому считались четвероногими. Однако неспособность к хватанию, которую мы находим в стопе цивилизованного человека, является следствием привычки одевать ее плотными покровами на протяжении тысячелетий. Многие босоногие представители низших рас, особенно негры, пользуются стопой так же свободно, как и рукой. В результате ранней привычки и постоянной практики они могут хвататься ногой (например, при лазании по деревьям) так же хорошо, как и рукой. Даже новорожденные младенцы нашей расы могут очень сильно хвататься за большой палец ноги и держать им ложку так же крепко, как рукой. Таким образом, физиологическое различие между рукой и ногой не может быть ни очень сильным, ни научно обоснованным. Мы должны обратиться к морфологическим признакам.



Рис. 277 **Сверлильный бабуин** (*Cynocephalus leucophæus*).
(Из Брема.)

На самом деле, между передними и задними конечностями можно провести столь резкое морфологическое различие - различие, основанное на анатомическом строении. В формировании как костного скелета, так и мышц, связанных с кистью и стопой передней и задней конечности, существуют существенные и постоянные различия; они встречаются как

у человека, так и у обезьяны. Например, количество и расположение мелких костей кисти и стопы совершенно разные. Такие же постоянные различия есть и в мышцах. На задней конечности всегда есть три мышцы (короткая мышца-сгибатель, короткая мышца-разгибатель и длинная икроножная мышца), которых нет на передней конечности. Расположение мышц также отличается передней и задней конечности. Эти характерные различия между передними и задними конечностями встречаются как у человека, так и у обезьяны. Поэтому нет никаких сомнений в том, что обезьянья стопа заслуживает этого названия так же, как и человеческая, и что все настоящие обезьяны такие же "двуногие", как и человек. Распространенное разделение обезьян на "четвероногих" совершенно неверно с морфологической точки зрения.

Но можно спросить, можно ли, помимо этого, найти какие-либо другие черты, отличающие человека от обезьяны более резко, чем различные виды обезьян отличаются друг от друга. Хаксли дал настолько полный и наглядный ответ на этот вопрос, что возражения, которые до сих пор выдвигаются со многих сторон, абсолютно беспочвенны. На основании тщательных сравнительно-анатомических исследований Хаксли доказал, что во всех морфологических аспектах различия между высшими и низшими обезьянами больше, чем соответствующие различия между высшими обезьянами и человеком. Таким образом, он восстановил порядок приматов Линнея (за исключением летучих мышей) и разделил его на три подотряда: первый состоит из полуобезьян (*Lemuridæ*), второй - из настоящих обезьян (*Simiæ*), третий - из людей (*Anthropidæ*).

Но поскольку мы хотим действовать вполне последовательно и беспристрастно по законам систематической логики, мы можем, опираясь на закон самого Хаксли, пойти в этом делении гораздо дальше. Мы вправе сделать по крайней мере один важный шаг вперед и отвести человеку его естественное место в одной из секций порядка приматов. Все черты, характерные для этой группы приматов, есть у человека и нет у других приматов. Поэтому нам не кажется оправданным выделение для человека особого порядка, отличного от приматов.

Порядок настоящих обезьян (*Simiæ* или *Pitheca*), за исключением лемуров, уже давно разделен на две основные группы, которые также различаются по своему географическому распространению. Одна группа (*Hesperopithecæ*, или западные обезьяны) обитает в Америке. Другая группа, к которой принадлежит человек, - это *Eopithecæ*, или восточные обезьяны; они обитают в Азии и Африке, а раньше были и в Европе. Все восточные обезьяны сходны с человеком по тем признакам, которые в основном используются в зоологической классификации для различения двух групп симов, особенно по зубному ряду. Можно возразить, что зубы - слишком подчиненный орган с физиологической точки зрения, чтобы мы делали на них акцент в столь важном вопросе. Но на это есть веские причины; совершенно справедливо, что зоологи уже более века уделяют особое внимание зубам при систематическом делении и расположении порядков млекопитающих. Количество, форма и расположение зубов наследуются в различных порядках гораздо точнее, чем большинство других признаков.

Поэтому форма зубов у человека очень важна. В полностью развитом состоянии у нас тридцать два зуба; из них восемь резцов, четыре клыка и двадцать моляров. Восемь резцов, расположенных в середине челюстей, имеют определенные характерные различия сверху и снизу. В верхней челюсти внутренние резцы больше внешних, в нижней - меньше. Рядом с ними, с каждой стороны обеих челюстей, находится клык (или "глазной зуб"), который больше резцов. Иногда у человека, как и у большинства обезьян и многих других млекопитающих, он сильно выдается вперед и образует подобие клыка. Рядом с ним с каждой стороны располагаются по пять моляров сверху и снизу, первые два из которых (

"премоляры") маленькие, имеют только один корень и входят в смену зубов; три задних гораздо крупнее, имеют два корня и входят в смену только вторых зубов. Обезьяны Старого Света, или все ныне живущие или ископаемые обезьяны Азии, Африки и Европы, имеют такой же зубной ряд, как и человек.

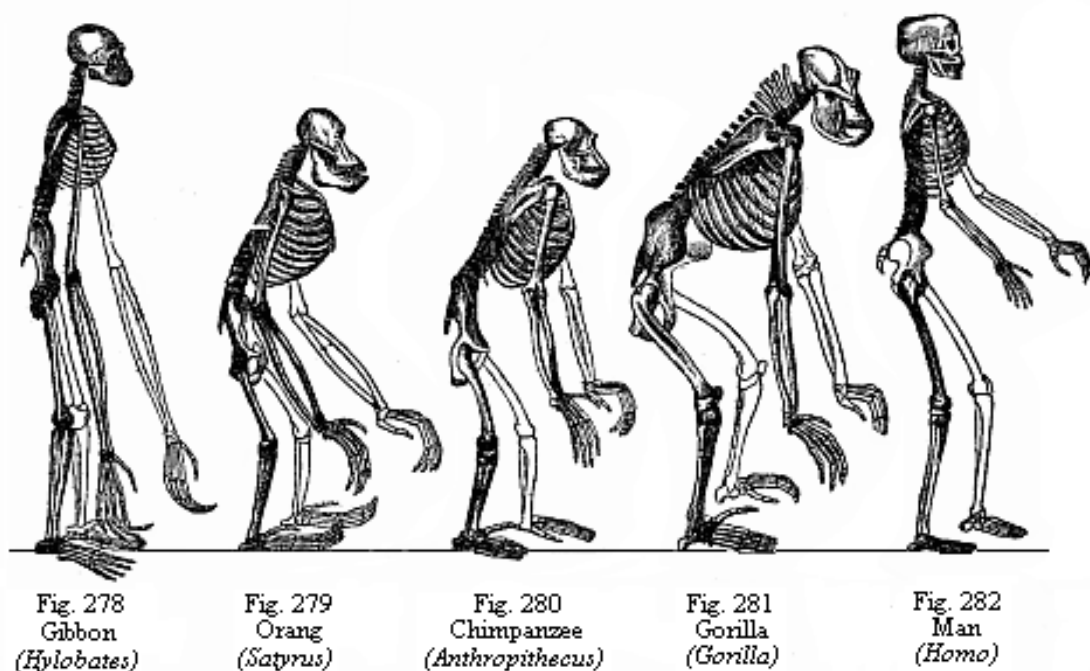


Рис. 278-282 - Скелеты **человека и четырех антропоидных обезьян.**

(Рис. 278, Гиббон; Рис. 279, Оранг; Рис. 280, Шимпанзе; Рис. 281, Горилла; Рис. 282, Человек. (Из Хаксли.) Ср. рис. 203-209.

С другой стороны, все американские обезьяны имеют по одному дополнительному премоляру в каждой половине челюсти. У них по шесть моляров сверху и снизу с каждой стороны, или всего тридцать шесть зубов. Это характерное различие между восточными и западными обезьянами было так точно унаследовано, что оно очень поучительно для нас. Правда, в случае небольшого семейства южноамериканских обезьян, похоже, есть исключение. Малые шелковистые обезьяны (*Arctopithecus* или *Hapalidae*), к которым относятся тамарин (*Midas*) и обезьяна-щетка (*Jacchus*), имеют только пять моляров в каждой половине челюсти (вместо шести), и поэтому кажутся ближе к восточным обезьянам. Но при ближайшем рассмотрении оказывается, что у них три премоляра, как и у всех западных обезьян, и что утрачен только последний моляр. Таким образом, кажущееся исключение на самом деле подтверждает вышеуказанное различие.

Из других особенностей, по которым различаются эти две группы обезьян, особенно поучительно и заметно строение носа. У всех восточных приматов нос такого же типа, как у человека, - сравнительно узкая перегородка между двумя половинами, так что ноздри уходят вниз. У некоторых из них нос выступает так же далеко, как у человека, и имеет такое же характерное строение. Мы уже упоминали о любопытных длинноносых обезьянах, у которых длинный, тонко изогнутый нос. Большинство восточных обезьян, правда, имеют довольно плоские носы, как, например, белоносая обезьяна (рис. 276); но носовая перегородка у всех них тонкая и узкая. У американских обезьян нос другого типа. Перегородка очень широкая и толстая в нижней части, а крылья ноздрей не развиты, поэтому они направлены наружу, а не вниз. Это различие в форме носа настолько постоянно наследуется в обеих группах, что обезьян Нового Света называют "плосконосыми" (*Platyrrhinæ*), а Старого Света -

"узконосыми" (*Catarrhinæ*). Костный проход уха (в нижней части которого находится барабанная перепонка) короткий и широкий у всех *Platyrrhines*, но длинный и узкий у всех *Catarrhines*; и у человека это различие также существенно.

Это деление обезьян на платирринов и катарринов на основании вышеуказанных наследственных признаков теперь общепризнано в зоологии и получает сильную поддержку со стороны географического распределения этих двух групп на востоке и западе. Из филогении приматов сразу следует, что от общей стволовой формы приматов в начале третичного периода произошли две дивергентные линии, одна из которых распространилась по Старому, а другая - по Новому Свету. Несомненно, что все платиррины происходят от одной линии, как и все катаррины; но первые филогенетически старше и должны рассматриваться как стволовая группа вторых.

Какой вывод мы можем сделать из этого в отношении нашей собственной генеалогии? Человек имеет те же признаки, ту же форму зубов, слухового прохода и носа, что и все катаррины; в этом он радикально отличается от платирринов. Таким образом, мы вынуждены отнести его к восточным обезьянам в порядке приматов или, по крайней мере, поставить рядом с ними. Но из этого следует, что человек является прямым кровным родственником обезьян Старого Света и может быть отнесен к общей стволовой форме вместе со всеми *Catarrhines*. По всей своей организации и происхождению человек - настоящий катархейн; он произошел в Старом Свете от неизвестной, вымершей группы восточных обезьян. Обезьяны Нового Света, или платиррины, образуют другую ветвь нашего генеалогического древа, и она лишь отдаленно связана с человеческой расой. Разумеется, мы должны предположить, что самые ранние эоценовые обезьяны имели полный зубной ряд платирринов; следовательно, мы можем рассматривать эту стволовую группу как особую стадию (двадцать шестую) в нашей родословной и вывести из нее (как двадцать седьмую стадию) самых ранних катарринов.

Теперь мы сократили круг наших ближайших родственников до небольшой и сравнительно немногочисленной группы, представленной подотрядом *Catarrhines*; и мы в состоянии ответить на вопрос о месте человека в этом подотряде и сказать, можем ли мы сделать из этого положения какие-либо выводы относительно наших непосредственных предков. В ответе на этот вопрос нам очень помогают всесторонние и компетентные исследования, которые Хаксли дает сравнительной анатомии человека и различных *Catarrhines* в своей книге *"Место человека в природе"*. Из них совершенно ясно, что различия между человеком и высшими *Catarrhines* (горилла, шимпанзе и оранг) во всех отношениях меньше, чем соответствующие различия между высшими и низшими *Catarrhines* (белоносая обезьяна, макако, бабуин и т.д.). Фактически, в пределах небольшой группы бесхвостых антропоидных обезьян различия между разными родами не меньше, чем между ними и человеком. В этом можно убедиться, взглянув на скелеты, которые собрал Хаксли (рис. 278-282). Возьмем ли мы череп, позвоночный столб, ребра, передние или задние конечности, расширим ли мы сравнение до мышц, кровеносных сосудов, мозга, плаценты и т. д., при беспристрастном рассмотрении мы всегда приходим к одному и тому же результату - человек отличается от других катаров не больше, чем крайние формы их (например, горилла и бабуин) отличаются друг от друга. Поэтому мы можем дополнить уже цитированный нами закон Хакслея следующим тезисом: "Какую бы систему органов мы ни взяли, сравнение их модификаций в ряду *Catarrhines* всегда приводит к одному и тому же выводу; анатомические различия, отделяющие человека от наиболее развитых *Catarrhines* (оранг, горилла, шимпанзе), не столь велики, как те, что отделяют последних от низших *Catarrhines* (белоносая обезьяна, макако, бабуин)".

Поэтому мы должны считать, что происхождение человека от других Catarrhines полностью доказано. Какую бы дополнительную информацию о сравнительной анатомии и онтогенезе живых Catarrhines мы ни получили в будущем, она не сможет нарушить этот вывод. Естественно, наши катарриновые предки должны были пройти через длинный ряд различных форм, прежде чем появился человеческий тип. Главными достижениями, которые привели к "созданию человека", или его отличию от ближайших родственников-катарсинов, были: принятие прямой позы и последующая большая дифференциация передних и задних конечностей, эволюция членораздельной речи и ее органа, гортани, и дальнейшее развитие мозга и его функции, души; половой отбор оказал на это большое влияние, как показал Дарвин в своей знаменитой работе.

С учетом этих достижений мы можем выделить, по крайней мере, четыре важных этапа в происхождении наших симов, которые представляют собой выдающиеся точки в историческом процессе создания человека. Двадцать шестую стадию нашей генеалогии мы можем считать, после лемуров, самыми ранними и низшими платиринами Южной Америки с тридцатью шестью зубами; они произошли от лемуров благодаря особой модификации мозга, зубов, носа и пальцев. Из этих эоценовых стволовых обезьян образовались самые ранние катаррины, или восточные обезьяны, с человеческим прикусом (тридцать два зуба), путем модификации носа, удлинения костного канала уха и потери четырех премоляров. Эти древнейшие стволовые формы всей группы Catarrhine были еще густо покрыты волосами и имели длинные хвосты - бабоны (*Cynopithecus*) или хвостатые обезьяны (*Menocerca*, рис. 276). Они жили в третичном периоде, а окаменелости находят в миоцене. Из настоящих хвостатых обезьян, возможно, ближе всего к ним стоят *семнопитеки*.

Если принять семнопитеков за двадцать седьмую стадию нашей родословной, то рядом с ними, в качестве двадцать восьмой, можно поместить бесхвостых антропоидных обезьян. Это название дано наиболее развитым и человекоподобным из существующих Catarrhines. От других катарринов они отличаются потерей хвоста и части волос, а также более высоким развитием мозга, что нашло свое выражение в огромном росте черепа. Из этого замечательного семейства до наших дней дошло всего несколько родов, и мы уже рассматривали их (глава XV): гиббон (*Hylobates*, рис. 203) и оранг (*Satyrus*, рис. 204, 205) в Юго-Восточной Азии и на Архипелаге; шимпанзе (*Anthropithecus*, рис. 206, 207) и горилла (*Gorilla*, рис. 208) в Экваториальной Африке.

Большой интерес, который каждый вдумчивый человек проявляет к этим нашим ближайшим родственникам, нашел в последнее время выражение в довольно обширной литературе. Наиболее выдающейся из этих работ, беспристрастно рассматривающих вопрос о родстве, является небольшая работа Роберта Хартманна "*Антропоидные обезьяны*". Хартманн делит приматов на два семейства: (1) *Primarii* (человек и антропоидные обезьяны); и (2) *Simianæ* (настоящие обезьяны, Catarrhines и Platyrrhines). Профессор Клаатш из Гейдельберга выдвинул другую точку зрения в своей интересной и богато иллюстрированной работе "*Происхождение и развитие человеческой расы*". Это существенное дополнение к моей "*Антропогении*", поскольку в нем изложены основные результаты современных исследований ранней истории человека и цивилизации. Но когда Клаатш объявляет происхождение человека от обезьян "иррациональным, узколобым и ложным", полагая, что мы думаем о каком-то живом виде обезьян, мы должны напомнить ему, что ни один компетентный ученый никогда не придерживался столь узкого взгляда. Все мы рассматриваем лишь - в смысле Ламарка и Дарвина - изначальное единство (признанное Клаатшем) ствола приматов. Это общее происхождение всех приматов (людей, обезьян и лемуров) от одной примитивной стволовой формы, из которого следуют самые далеко

идущие выводы для всей антропологии и философии, признается Клаатшем, а также мной и всеми другими компетентными зоологами, которые принимают теорию эволюции в целом. Он прямо говорит (стр. 172): "Три антропоидные обезьяны - горилла, шимпанзе и orang - похоже, являются ответвлениями от общего корня, и этот корень был недалеко от корня гиббона и человека". Это в основном то мнение, которого я придерживался (особенно против Вирхова) в ряде работ с 1866 года. Гипотетический общий предок всех приматов, который должен был жить в самом раннем третичном периоде (более вероятно, в меловом), был назван мною *Archiprimus*; Клаатш теперь называет его *Primatoid*. Дюбуа предложил подходящее название *Prothylobates* для распространенной и гораздо более молодой стволовой формы антропоморфов (человека и антропоидных обезьян). На самом деле *Hylobates* ближе к нему, чем три других существующих антропоида. Ни один из них не может быть назван абсолютно самым человекоподобным. Горилла стоит рядом с человеком по строению кисти и стопы, шимпанзе - по основным чертам черепа, orang - по развитию мозга, а гиббон - по формированию грудной клетки. Ни одна из этих существующих антропоидных обезьян не относится к прямым предкам нашей расы; они являются разрозненными выжившими представителями древней ветви катаров, от которых человеческая раса развилась в определенном направлении.

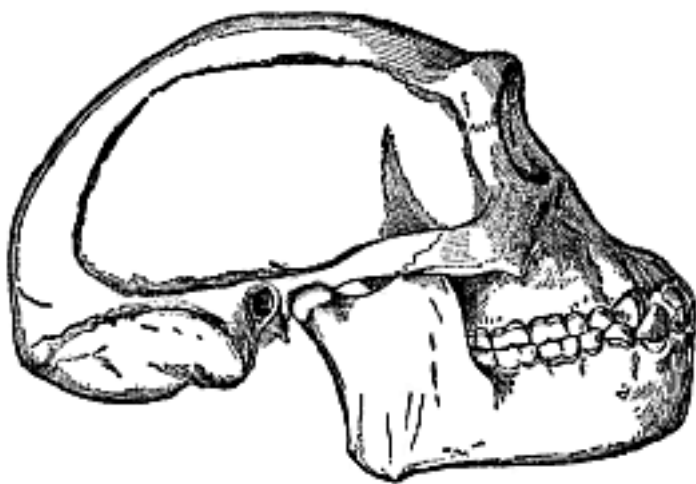


Рис. 283 - Череп **ископаемого обезьяночеловека с острова Ява** (*Pithecanthropus erectus*), восстановленный Эженом Дюбуа.

Хотя человек непосредственно связан с этим семейством антропоидов и происходит от него, мы можем выделить важную промежуточную форму между *пропилобатами* и ним (двадцать девятая стадия в нашей родословной) - обезьянолюдей (*Pithecanthropi*). В "*Истории творения*" я дал это название "безречевым первобытным людям" (*алали*), которые были людьми в обычном смысле этого слова в том, что касается общего строения (особенно дифференциации конечностей), но не обладали одной из главных человеческих характеристик - членораздельной речью и связанным с ней высшим интеллектом, а также имели менее развитый мозг. Филогенетическая гипотеза организации этого "обезьяночеловека", которую я тогда выдвинул, была блестяще подтверждена двадцать четыре года спустя знаменитым открытием ископаемого *Pithecanthropus erectus* Эженом Дюбуа (в то время военным хирургом на Яве, а затем профессором в Амстердаме). В 1892 году он нашел в Триниле, в резиденции Маджун на Яве, в плиоценовых отложениях останки крупной и очень похожей на человека обезьяны (крыша черепа, бедренная кость и зубы), которую он назвал "прямоходящим обезьяночеловеком" и выжившим представителем "стволовой формы человека" (рис. 283). Естественно, питекантроп вызвал самый живой

интерес, как давно искомая переходная форма между человеком и обезьяной: казалось, мы нашли "недостающее звено". На трех последних международных конгрессах по зоологии (Лейденском, 1895, Кембриджском, 1898, и Берлинском, 1901) состоялись очень интересные научные дискуссии о нем. Я принимал активное участие в дискуссии на в Кембридже и могу отослать читателя к прочитанному там докладу "Современное положение наших знаний о происхождении человека" (в переводе д-ра Гадоу под названием "*Последнее звено*").

За последние десять лет выросла обширная и ценная литература, посвященная питекантропу и связанной с ним питекоидной теории. Ряд выдающихся антропологов, анатомов, палеонтологов и филогенетиков приняли участие в полемике и использовали важные данные, предоставленные новой наукой о доисторических исследованиях. Герман Клаатш в своей вышеупомянутой работе дал хороший обзор этих данных, снабдив его множеством прекрасных иллюстраций. Я отсылаю читателя к ней как к ценному дополнению к настоящей работе, тем более что здесь я не могу углубляться в эти антропологические и доисторические вопросы. Повторю лишь, что, на мой взгляд, он ошибается в той враждебной позиции, которую он занимает по отношению к моим взглядам на происхождение человека от обезьян.

Самым мощным противником теории питекантропов и теории эволюции в целом на протяжении последних тридцати лет (вплоть до своей смерти в сентябре 1902 года) был знаменитый берлинский анатом Рудольф Вирхов. В своих речах, которые он ежегодно произносил на различных конгрессах и собраниях по этому вопросу, он не устал нападать на ненавистную "обезьянью теорию". Его неизменной категоричной позицией было: "Совершенно точно, что человек не произошел ни от обезьяны, ни от какого-либо другого животного". Это беспрестанно повторяли противники теории, особенно теологи и философы. В инаугурационной речи, которую он произнес в 1894 году на Антропологическом конгрессе в Вене, он сказал, что "человек с таким же успехом мог произойти от овцы или слона, как и от обезьяны". Подобные абсурдные высказывания свидетельствуют лишь о том, что знаменитый патологоанатом, так много сделавший для медицины в создании клеточной патологии, не обладал необходимыми достижениями в сравнительной анатомии и онтогенезе, систематической зоологии и палеонтологии для здравого суждения в области антропологии. Страсбургский анатом Густав Швальбе заслуживает огромной похвалы за то, что у него хватило морального мужества выступить против этого догматического и необоснованного учения Вирхова и показать его несостоятельность. Недавние замечательные работы Швальбе о питекантропе, ранних расах людей и черепе неандертальца (1897-1901) обеспечат любого честного и рассудительного читателя эмпирическим материалом, с помощью которого он сможет убедиться в необоснованности ошибочных догм Вирхова и его друзей-клерикалов (Й. Ранке, Й. Бумюллер и др.).

Поскольку питекантроп ходил прямо, а его мозг (судя по объему черепа, рис. 283) занимал среднее положение между низшими людьми и антропоидными обезьянами, мы должны предположить, что следующим большим шагом в продвижении от питекантропа к человеку было дальнейшее развитие человеческой речи и разума.

Сравнительная филология недавно показала, что человеческая речь полифилетична по своему происхождению; что мы должны различать несколько (возможно, много) различных примитивных языков, которые развивались независимо друг от друга. Эволюция языка также учит нас (как на основе его онтогенеза у ребенка, так и филогенеза у расы), что собственно человеческая речь развивалась лишь постепенно, после того как остальные части тела достигли своей характерной формы. Вероятно, язык появился только после расселения различных видов и рас людей, а это произошло, скорее всего, в начале четвертичного или

дильвиального периода. Бессловесные обезьяны или *алали*, несомненно, существовали в конце третичного периода, в плиоцене, а возможно, и в миоцене.

Третья, и последняя, стадия нашего животного происхождения - это человек истинный, или говорящий (*Номо*), который постепенно эволюционировал из предыдущей стадии путем перехода языка животных в членораздельную человеческую речь. О времени и месте этого реального "сотворения человека" мы можем высказать лишь предварительные суждения. Вероятно, это произошло в дильвиальный период в более жаркой зоне Старого Света, либо на материке в тропической Африке или Азии, либо на более раннем континенте (Лемурии, ныне затонувшей под волнами Индийского океана), который простирался от Восточной Африки (Мадагаскар, Абиссиния) до Восточной Азии (острова Сунда, Дальняя Индия). В своей "*Истории творения*" (глава xxviii) я привел веские основания для утверждения о происхождении человека от антропоидных восточных обезьян и показал, как мы можем представить себе распространение различных рас из этого "рая" по всей Земле. Я также подробно остановился на отношениях различных рас и видов людей друг с другом.

КРАТКОЕ ИЗЛОЖЕНИЕ ОСНОВНЫХ ЭТАПОВ НАШЕЙ СТЕВОВОЙ ИСТОРИИ

Первая стадия: Протисты

Предки человека - одноклеточные простейшие, первоначально неядерные Monera, такие как Chromasea, бесструктурные зеленые частицы плазмы; затем настоящие ядродержащие клетки (сначала плазмодомные *Protophyta*, такие как *Palmella*; затем плазмоды *Protozoa*, такие как *Amoeba*).

Вторая стадия: Бластеады

Предки человека - это круглые колонии *Protozoa*; они состоят из тесной ассоциации множества однородных клеток и, таким образом, являются особями второго порядка. Они напоминают круглые клеточные сообщества *Magosphaera* и *Volvocina*, эквивалентные онтогенетической бластуле: полые глобулы, стенка которых состоит из одного слоя реснитчатых клеток (бластодерма).

Третья стадия: Гастреады

Предки человека - гастреады, как и простейшие из настоящих *Metazoa* (*Prophysema*, *Olynthus*, *Hydra*, *Pemmatodiscus*). Их тело состоит лишь из примитивной кишки, стенка которой состоит из двух первичных зародышевых слоев.

Четвертая стадия: Платоды

Предки человека в основном имеют организацию простых *Platodes* (сначала как криптококковые *Platodaria*, позже как рабдококковые *Turbellaria*). Листовидное билатерально-симметричное тело имеет только одно кишечное отверстие, а из эктодермы в средней линии спины развиваются первые признаки нервного центра (рис. 239, 240).

Пятая стадия: Вермалии

У предков человека в значительной степени сформировалась организация неартикулированных *Vermalia*, сначала *Gastrotricha* (*Ichthyodina*), затем *Frontonia* (*Nemertina*, *Enteropneusta*). Развиваются четыре вторичных зародышевых слоя, два средних слоя, возникающих между ограничивающими слоями (*coeloma*). Дорсальная эктодерма образует вертикальную пластинку - акроганглион (рис. 243).

Шестая стадия: **Прохордония**

Предки человека имеют в основном организацию простой нечленистой хорды (Copeata и Ascidia-larvæ). Несегментированная хорда развивается между дорсальной медуллярной трубкой и вентральной кишечной трубкой. Простые тельцевые мешочки разделяются лобной перегородкой на два с каждой стороны; дорсальный мешочек (эписомит) образует мышечную пластинку, вентральный мешочек (гипосомит) - гонаду. Головной кишечник с жаберными щелями.

Седьмая стадия: **Акрания**

Предки человека - бесчерепные позвоночные, например амфиокс. Тело представляет собой ряд метамер, поскольку несколько примитивных сегментов развиты. Голова содержит в вентральной половине ветвистую кишку, туловище - печеночную кишку. Медуллярная трубка еще проста. Череп, челюсти и конечности отсутствуют.

Восьмая стадия: **Циклостома**

Предки человека - бесчелюстные краниоты (например, Muxinoida и Petromyzonta). Число метамер увеличивается. Передний конец медуллярной трубки расширяется в везикулу и образует мозг, который вскоре делится на пять мозговых везикул. По бокам от него появляются три высших органа чувств: нос, глаза и слуховые пузырьки. Челюсти, конечности и плавательный пузырь отсутствуют.

Девятая стадия: **Ихтиоды**

Предки человека - рыбообразные краниоты: (1) примитивные рыбы (Selachii); (2) пластинчатожаберные рыбы (Ganoidea); (3) земноводные рыбы (Dipneusta); (4) почтовые амфибии (Stegocerphala). У предков этой серии развиваются две пары конечностей: пара передних (грудные плавники) и пара задних (брюшные плавники) ног. Жаберные дуги формируются между жаберными лепестками: первая пара образует верхнечелюстные дуги (верхнюю и нижнюю челюсти). Из кишечника вырастают плавательный пузырь (легкое) и поджелудочная железа.

Десятая стадия: **Амниоты**

Предки человека - амниоты, или бесчелюстные позвоночные: (1) примитивные амниоты (Proreptilia); (2) зауромаммалы; (3) примитивные млекопитающие (Monotremes); (4) сумчатые; (5) лемуры (Prosimiæ); (6) западные обезьяны (Platyrrhinæ); (7) восточные обезьяны (Catarrhinæ): сначала хвостатые Cynopithecа; затем бесхвостые антропоиды; позже безречевые обезьянолюди (Alali); наконец, говорящий человек. У предков этих амниот развиваются амнион и аллантоис, и они постепенно принимают форму млекопитающих и, наконец, человека.

Глава XXIV. ЭВОЛЮЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

В предыдущих главах мы узнали, как человеческое тело в целом развивается из первого простого зачатка - одного слоя клеток. Вся человеческая раса, как и отдельный человек, обязана своим происхождением простой клетке. Одноклеточная стволовая форма расы ежедневно воспроизводится в одноклеточной эмбриональной стадии индивидуума. Теперь

нам предстоит подробно рассмотреть эволюцию различных частей, составляющих человеческий каркас. Естественно, я должен ограничиться самыми общими и принципиальными положениями; специальное изучение эволюции каждого органа и ткани выходит за рамки этой работы, и, вероятно, анатомические способности большинства моих читателей не будут оценены по достоинству. Проследив эволюцию различных органов, мы будем следовать методу, которым мы руководствовались до сих пор, за исключением того, что теперь нам придется рассматривать онтогенез и филогенез органов вместе. Изучая эволюцию организма в целом, мы убедились, что филогенез проливает свет на темные пути онтогенеза и что без помощи филогенеза мы почти не сможем найти в нем дорогу. Тот же опыт мы получим при детальном изучении органов, и я буду вынужден дать одновременно их онтогенетическое и филогенетическое происхождение. Чем больше мы углубляемся в детали органического развития и чем пристальнее следим за возникновением различных частей, тем больше убеждаемся в неразрывной связи эмбриологии и истории развития. Онтогенез органов может быть понят только в свете их филогенеза, так же как и эмбриология всего организма. Каждая эмбриональная форма определяется соответствующей формой ствола. Это относится как к деталям, так и к целому.

Мы рассмотрим сначала животную, а затем растительную системы органов тела. Первая группа состоит из психического и двигательного аппарата. К первому относятся кожа, нервная система и органы чувств. Двигательный аппарат состоит из пассивных и активных органов движения (скелета и мышц). Вторая, или растительная, группа состоит из питательного и репродуктивного аппаратов. К питательному аппарату относятся пищеварительный канал со всеми его придатками, сосудистая система и почечная система. Репродуктивный аппарат включает в себя различные половые органы (эмбриональные железы, половые протоки и копулятивные органы).

Как мы знаем из предыдущих глав (XI-XIII), системы органов животных (органы ощущения и представления) развиваются большей частью из *наружного* первичного зародышевого слоя, или кожного покрова. С другой стороны, растительные системы органов возникают по большей части из *внутреннего* первичного зародышевого слоя, висцерального слоя. Правда, это противопоставление животной и растительной сфер организма у человека и всех высших животных отнюдь не жесткое: некоторые части животного аппарата (например, большая часть мышц) формируются из клеток, происходящих из энтодермы, а большая часть растительного аппарата (например, ротовая полость и гонодукты) состоит из клеток, происходящих из эктодермы.

В более развитом животном организме происходит такое переплетение и смещение различных частей, что зачастую очень трудно указать их источники. Но в целом мы можем считать положительным и важным фактом, что у человека и высших животных основная часть животных органов происходит из эктодермы, а большая часть растительных органов - из энтодермы. Именно поэтому Карл Эрнст фон Бэр назвал один из них животным, а другой - растительным слоем (см. с. 16).

Прочным фундаментом этого важного тезиса является *гаструла* - самая поучительная эмбриональная форма в животном мире, которую мы до сих пор находим в том же виде в самых разных классах животных. Эта форма наглядно указывает на общую стволовую форму всех Metazoa - *Gastræa*; в этой давно исчезнувшей стволовой форме все тело состояло на протяжении всей жизни из двух первичных зародышевых слоев, как это временно происходит в гастрале; в *Gastræa* простой кожный слой *фактически* представлял все животные органы и функции, а простой висцеральный слой (кишечник) - все растительные

органы и функции. Так обстоит дело с современными гастрэадами (рис. 233); и так же потенциально обстоит дело с гастролой.

Мы легко увидим, что теория гастролы способна пролить свет, как морфологический, так и физиологический, на некоторые из главных особенностей эмбрионального развития, если мы сначала рассмотрим главный элемент в животной сфере, психический аппарат или сенсориум и его эволюцию. Этот аппарат состоит из двух очень разных частей, которые, как кажется на первый взгляд, имеют очень мало связи друг с другом - внешней кожи со всеми ее волосками, ногтями, потовыми железами и т. д., и нервной системы. Последняя включает в себя центральную нервную систему (головной и спинной мозг), периферические, мозговые и спинномозговые нервы, а также органы чувств. В полностью сформированном теле позвоночных эти два главных элемента сенсорики находятся далеко друг от друга: кожа - снаружи, а центральная нервная система - в самом центре тела. Одна из них связана с другой лишь участком периферической нервной системы и органами чувств. Тем не менее, как мы знаем из эмбриологии человека, мозговая трубка формируется из кожного слоя. Органы, выполняющие наиболее совершенные функции животного организма, - органы души, или психической жизни - развиваются из наружного кожного покрова. Это совершенно естественный и необходимый процесс. Если мы задумаемся над исторической эволюцией психических и сенсорных функций, то придем к выводу, что клетки, которые их осуществляют, первоначально должны были находиться на внешней поверхности тела. В таком поверхностном положении только элементарные органы могли непосредственно воспринимать воздействия окружающей среды. Затем, под влиянием естественного отбора, группа клеток в коже, обладающая особой "чувствительностью", ушла во внутреннюю, более защищенную часть тела и образовала там основу центрального нервного органа. В результате усиления дифференциации кожа и центральная нервная система все больше и больше разделялись, и в конце концов их постоянно соединяли только афферентные периферические сенсорные нервы.

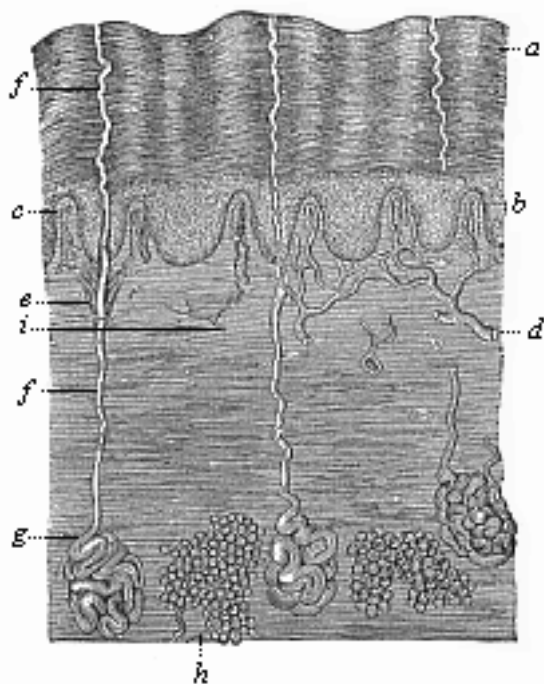


Рис. 284 Кожа человека в вертикальном разрезе (по Эккеру), сильно увеличенная, *a* роговой слой эпидермиса, *b* слизистый слой эпидермиса, *c* сосочки рогового слоя, *d*

кровеносные сосуды того же слоя, *ef* протоки потовых желез (*g*), *h* жировые железы в роговом слое, *i* нерв, переходящий в тактильное тельце выше.

Наблюдения сравнительного анатома полностью согласуются с этой точкой зрения. Он говорит нам, что у большого числа низших животных нет нервной системы, хотя они осуществляют функции ощущения и воли, как и высшие животные. У одноклеточных Protozoa, которые не образуют зародышевых слоев, нет, конечно, ни нервной системы, ни кожи. Но и во втором отделе животного царства, Metazoa, тоже сначала нет нервной системы. Ее функции представлены простым клеточным слоем эктодермы, который низшие Metazoa унаследовали от Gastræa (рис. 30 е). Это мы находим у самых низших зоофитов - гастреад, физманий и губок (рис. 233-238). Низшие Cnidaria (гидроидные полипы) по строению также мало чем превосходят Gastræads. Их вегетативные функции выполняются простым висцеральным слоем, а животные функции - простым кожным слоем. В этих случаях простой клеточный слой эктодермы является одновременно и кожей, и опорно-двигательным аппаратом, и нервной системой.



Рис. 285 - **Клетки** эпидермиса двухмесячного эмбриона человека. (Из Кёлликера.)

Когда мы переходим к высшим Metazoa, у которых сенсорные функции и их органы более развиты, мы обнаруживаем разделение труда среди клеток эктодермы. Группы чувствительных нервных клеток отделяются от обычных эпидермических клеток; они уходят в более защищенную ткань мезодермы под кожей и образуют там специальные нервные ганглии. Даже у Platodes, особенно у *Turbellaria*, мы находим независимую нервную систему, которая отделилась от наружной кожи. Это "верхний глоточный ганглий", или *акроганглий*, расположенный над пищеводом (рис. 241 г). Из этой рудиментарной структуры развилась сложная центральная нервная система высших животных. У некоторых высших червей, например у земляного червя, первым зачатком центральной нервной системы (рис. 74 н) является локальное утолщение кожно-чувственного слоя (*hs*), который впоследствии полностью отделяется от роговой пластинки. У самых ранних Platodes (*Cryptocœla*) и Vermalia (*Gastrotricha*) акроганглион остается в эпидермисе. Но медуллярная трубка позвоночных возникает таким же образом. Эмбриология показала нам, что эта первая структура центральной нервной системы также первоначально развивается из наружного зародышевого слоя.

Теперь давайте более подробно рассмотрим эволюцию человеческой кожи с ее различными придатками, волосами и железами. В физиологическом плане этот внешний покров играет двойную и важную роль. Прежде всего, это общий покров, который покрывает всю поверхность тела и образует защитную оболочку для других органов. Как таковой, он также осуществляет определенный обмен веществами между телом и окружающей атмосферой (выдох, пот). Во-вторых, это самый ранний и первоначальный орган чувств, общий орган чувств, который ощущает температуру окружающей среды и давление или сопротивление соприкасающихся тел.

Кожа человека (как и у всех высших животных) состоит из двух слоев - наружного и внутреннего, или подкожного. Наружный слой кожи, или *эпидермис*, состоит из простых клеток эктодермы и не содержит кровеносных сосудов (рис. 284 а, б). Она развивается из наружного зародышевого слоя, или кожно-сенсорного слоя. Подлежащая кожа (*кориум*, или *гиподерма*) состоит в основном из соединительной ткани, содержит множество кровеносных сосудов и нервов и имеет совершенно иное происхождение. Она происходит из наружного париетального слоя среднего зародышевого слоя, или кожно-волокнистого слоя. Кориум намного толще эпидермиса. В его более глубоких слоях (*подкожной клетчатке*) находятся скопления жировых клеток (рис. 284 h). Самый верхний слой (собственно кутикс, или папиллярный слой) почти по всей поверхности тела образует множество конических микроскопических папиллом (некоторые вроде бородавок), которые вдаются в вышележащий эпидермис (с). Эти тактильные или сенсорные частицы содержат тончайшие органы чувств кожи - осязательные тельца. Другие содержат лишь концевые петли кровеносных сосудов, питающих кожу (с, d). Различные части кориума возникают путем деления труда из первоначально однородных клеток кутикулярной пластинки - наружной пластинки мезодермального слоя кожных волокон (рис. 145 hpr, и рис. 161, 162 sp).

Таким же образом из однородных клеток этой роговой пластинки развиваются все части и придатки эпидермиса (рис. 285). На ранней стадии простой клеточный слой этой роговой пластинки делится на два. Внутренний и более мягкий слой (рис. 284 б) называется слизистым, а наружный и более твердый (а) - роговым слоем. Роговой слой постоянно расходится и стирается на поверхности; на его месте из нижележащего слизистого слоя вырастают новые слои клеток. Сначала эпидермис представляет собой простое покрытие поверхности тела. Затем из него развиваются различные придатки, одни внутренние, другие внешние. К внутренним придаткам относятся кожные железы - потовые, жировые и т. д. Внешние придатки - это волосы и ногти.

Кожные железы первоначально представляют собой лишь твердые конусообразные выросты эпидермиса, которые погружаются в подстилающий их кориум (рис. 286 1). Затем внутри них образуется канал (2, 3), либо за счет размягчения и растворения центральных клеток, либо за счет внутренней секреции жидкости. Некоторые железы, например почечные, не разветвляются (рис. 284 efg). Эти железы, выделяющие пот, очень длинные и имеют на конце спиральный завиток, но они никогда не разветвляются; так же выглядят и восковые железы ушей. Большинство других кожных желез дают почки и ветвятся; так, например, лакримальные железы верхнего века, выделяющие слезы (рис. 286), и сальные железы, выделяющие кожный жир и обычно открывающиеся в волосяные фолликулы. Судорные и сальные железы встречаются только у млекопитающих. А вот лакримальные железы мы находим во всех трех классах амниот - рептилий, птиц и млекопитающих. Они отсутствуют у низших водных позвоночных.

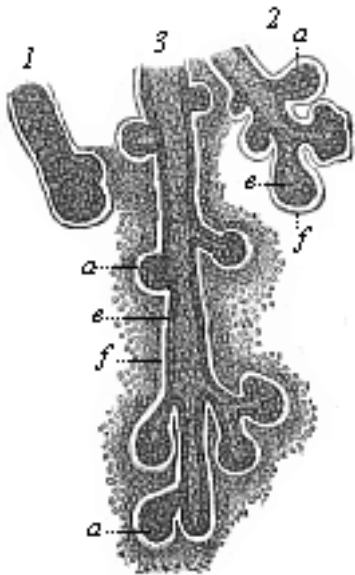


Рис. 286 - Рудиментарные **лакримальные железы** четырехмесячного эмбриона человека. (По Келлиkerу). 1 самая ранняя структура, в виде простого твердого конуса, 2 и 3 более развитые структуры, разветвляющиеся и полые. *a* твердые почки, *e* клеточная оболочка полых почек, *f* структура фиброзной оболочки, которая впоследствии образует кориум вокруг желез.

Очень примечательны молочные железы (рис. 287, 288), которые есть у всех млекопитающих, и только у них. Они выделяют молоко для кормления новорожденного млекопитающего. Несмотря на свои необычные размеры, эти структуры представляют собой не что иное, как крупные сальные железы в коже. Молоко образуется в результате разжижения жировых молочных клеток внутри разветвленных трубок молочных желез (рис. 287 в), точно так же, как кожный жир или волосяное сало - в результате растворения жировых клеток внутри сальных желез. Выходы молочных желез расширяются и образуют мешковидные молочные протоки (*b*); они снова сужаются (*a*) и открываются в сосках молочных желез шестнадцать - двадцатью четырьмя мелкими отверстиями. Первая структура этой большой и сложной железы - очень простой конус в эпидермисе, который проникает в кору и разветвляется. У новорожденного она состоит из двенадцати-восемнадцати лучистых долек (рис. 288). Постепенно они разветвляются, их протоки становятся полыми и более крупными, а между долями накапливаются богатые жировые массы. Так формируется выдающаяся женская грудь (*mamma*), на вершине которой возвышается сосок (*mammilla*). Последний развивается лишь позднее, когда молочная железа полностью сформирована; и это онтогенетическое явление чрезвычайно интересно, поскольку у ранних млекопитающих (стволовых форм всего класса) сосков нет. У них молоко выходит через плоскую часть кожи брюшка, проколотую наподобие сита, как это до сих пор наблюдается у самых низших млекопитающих - яйцекладущих австралийских однопроходцев. Молодое животное слизывает молоко матери, а не сосет его. У многих низших млекопитающих мы находим несколько молочных желез в разных частях брюшной поверхности. У человеческой самки обычно имеется только одна пара желез - на груди; то же самое можно сказать об обезьянах, летучих мышах, слонах и некоторых других млекопитающих. Иногда, однако, у человеческой самки мы находим две последовательные пары желез (или даже больше). Некоторые женщины имеют четыре или пять пар грудей, как свиньи и ежи (рис. 103). Этот полимастизм указывает на более древнюю стволовую форму. Часто мы находим эти дополнительные груди и у мужчин (рис. 103 D). Иногда, кроме того, нормальные молочные железы полностью развиты и могут сосать у

самца; но, как правило, они являются лишь рудиментарными органами без функций у самца. Мы уже рассматривали (глава XI) этот замечательный и интересный случай атавизма.

В то время как кожные железы являются внутренними выростами эпидермиса, придатки, которые мы называем волосами и ногтями, являются внешними локальными выростами в нем. Ногти (*Ungues*), которые образуют важные защитные структуры на тыльной стороне наиболее чувствительных частей наших конечностей, кончиках пальцев рук и ног, являются роговыми выростами эпидермиса, которые мы разделяем с приматами. У низших млекопитающих вместо них обычно когти, у копытных - копыта. У стволовых форм млекопитающих, несомненно, были когти; мы находим их в рудиментарной форме даже у саламандр. Роговые когти сильно развиты у большинства рептилий (рис. 264), и млекопитающие унаследовали их от самых ранних представителей этого класса - стебельчатых рептилий (*Tocosauria*). Как и копыта (*ungulæ*) копытных, ногти обезьян и человека произошли от когтей более древних млекопитающих. У человеческого эмбриона первый зачаток ногтей обнаруживается (между роговым и слизистым слоем эпидермиса) на четвертом месяце. Но их края проникают внутрь только к концу шестого месяца.

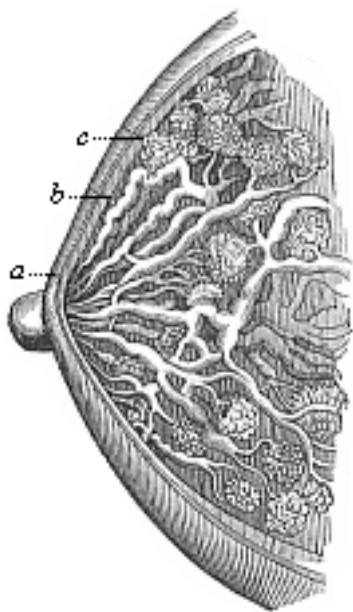


Рис. 287 - **Женская грудь** (*tamma*) в вертикальном разрезе. с рацемозные железистые доли, *b* расширенные молочные протоки, *a* более узкие розетки, которые открываются в сосок. (Из Г. Мейера.)

Наиболее интересными и важными придатками эпидермиса являются волоски; из-за их своеобразного состава и происхождения мы должны рассматривать их как весьма характерные для всего класса млекопитающих. Правда, волоски встречаются и у многих низших животных, таких как насекомые и черви. Но эти волоски, как и волоски растений, являются нитевидными придатками поверхности и полностью отличаются от волосков млекопитающих в деталях их строения и развития.

Эмбриология волосков известна во всех деталях, но существует два разных взгляда на их филогению. Согласно более старой точке зрения, волоски млекопитающих эквивалентны или гомологичны перьям птиц или роговым чешуйкам рептилий. Поскольку мы выводим все три класса амниот из общей стволовой группы, мы должны предположить, что эти пермские стволовые рептилии имели полный чешуйчатый покров, унаследованный от их карбоновых

предков, почтовых амфибий (*Stegocephala*); костные чешуи их кориума были покрыты роговыми чешуйками. При переходе от водной к наземной жизни роговые чешуйки получили дальнейшее развитие, а костные чешуйки у большинства рептилий дегенерировали. Что касается птичьих перьев, то можно с уверенностью сказать, что они являются модификацией роговых чешуек их рептильных предков. А вот с волосами млекопитающих дело обстоит иначе. В последнее время на основании обширных исследований, особенно Фридриха Маурера, была выдвинута гипотеза, что они произошли от кожных органов чувств предков амфибий путем изменения функций; структура эпидермиса очень похожа у обоих в зачатке. Эта современная точка зрения, которую поддержал крупнейший специалист по позвоночным Карл Гегенбаур, может быть в определенной степени согласована с более древней теорией в том смысле, что оба образования, чешуйки и волосы, изначально были очень тесно связаны. Вероятно, коническая почка кожно-чувственного слоя росла *под защитой роговой чешуи*, а органом осязания стала впоследствии путем ороговения волосков; многие волосы до сих пор являются органами чувств (тактильные волосы на морде и щеках многих млекопитающих: лобковые волосы).

Эта средняя позиция генетической связи чешуи и волосков была выдвинута в моей "*Систематической филогении позвоночных*" (с. 433). Она подтверждается сходным расположением этих двух кожных образований. Как отмечал Маурер, волосы, как и кожные органы чувств и чешуя, сначала располагаются регулярными продольными рядами, а затем разбиваются на чередующиеся группы. У эмбриона медведя длиной в два дюйма, которым я обязан любезности герра фон Шмертцинга (из Арва-Вараллии, Венгрия), спина покрыта шестнадцатью - двадцатью чередующимися продольными рядами чешуйчатых выступов (рис. 289). В то же время они расположены правильными поперечными рядами, которые сходятся под острым углом с обеих сторон к середине спины. Вершина чешуйчатой бородавки обращена внутрь. Между этими крупными жесткими чешуйками (или группами волосков) располагается множество рудиментарных волосков меньшего размера.

В последние три-четыре недели беременности человеческий эмбрион, как правило, полностью покрыт густой шерстью. Эта эмбриональная шерстяная оболочка (*лануго*), как правило, частично исчезает в последние недели жизни плода, но в любом случае, как правило, она пропадает сразу после рождения, а на смену ей приходит более тонкая оболочка из постоянных волос. Эти постоянные волосы вырастают из волосяных фолликулов, которые образуются из корневых оболочек исчезающих шерстяных волокон. В случае с человеческим эмбрионом шерстяной покров обычно покрывает все тело, за исключением ладоней и подошв ног. Эти части тела всегда голые, как у обезьян и большинства других млекопитающих. Иногда шерстяной покров эмбриона оказывает поразительное влияние своим цветом на последующий постоянный волосяной покров. Поэтому, например, среди наших индогерманских рас иногда случается, что дети светловолосых родителей, к ужасу последних, при рождении покрываются темно-коричневой или даже черной шерстью. Только когда она исчезает, мы видим постоянный светлый волос, который унаследовал ребенок. Иногда темная шерсть сохраняется в течение нескольких недель и даже месяцев после рождения. Этот замечательный шерстяной покров человеческого эмбриона - наследие обезьян, наших древних длинноволосых предков.

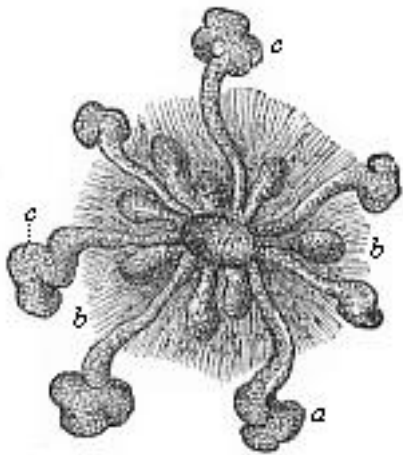


Рис. 288-Молочная **железа новорожденного**, *a* оригинальная центральная железа, *b* малая и *c* большая почки одной и той же железы. (Из Лангера.)

Не менее примечательно, что многие высшие приматы приближаются к человеку по тонкости волосяного покрова на различных частях тела. У большинства обезьян, особенно у высших Catarrhines (или узконосых обезьян), лицо в основном или полностью голое, или, по крайней мере, волосы на нем не длиннее и не гуще, чем у человека. У них также затылок обычно покрыт густым волосяным покровом, который, однако, отсутствует у лысоголового шимпанзе (*Anthropithecus calvus*). Самцы многих видов обезьян имеют значительную бороду на щеках и подбородке; этот признак мужского пола был приобретен в результате полового отбора. У многих видов обезьян очень тонкий волосяной покров на груди и верхней стороне конечностей - гораздо тоньше, чем на спине или нижней стороне конечностей. С другой стороны, мы часто с удивлением обнаруживаем пучки волос на плечах, спине и конечностях представителей индогерманской и семитской рас. Исключительная волосатость на лице, как и на всем теле, передается по наследству в некоторых семьях волосатых мужчин. Количество и качество волос на голове и подбородке также заметно передается в семьях. Эти необычайные вариации в общей и частичной волосяной оболочке тела, которые так заметны не только при сравнении разных рас людей, но и при сравнении разных семей одной расы, можно объяснить только исходя из того, что у человека волосяная оболочка - это в целом рудиментарный орган, бесполезное наследство от более густошерстных обезьян. В этом человек похож на слона, носорога, бегемота, кита и других млекопитающих разных порядков, которые также почти полностью или большей частью утратили волосяной покров в результате адаптации.

Особый процесс адаптации, в результате которого человек потерял рост волос на большинстве частей своего тела и сохранил или увеличил его на некоторых участках, был, скорее всего, половым отбором. Как ярко показал Дарвин в своей книге "*Происхождение человека*", половой отбор был очень активен в этом отношении. Поскольку самцы антропоидных обезьян выбирали самок с наименьшим количеством волос, а самки отдавали предпочтение самцам с наиболее тонкой шерстью на подбородке и голове, общее покрытие тела постепенно деградировало, а волосы на бороде и голове были развиты сильнее. Рост волос на других частях тела (подмышки, лобковая область) также, вероятно, был обусловлен половым отбором. Кроме того, исчезновению волосяного покрова могли способствовать изменения климата, привычек и другие неизвестные нам приспособления.

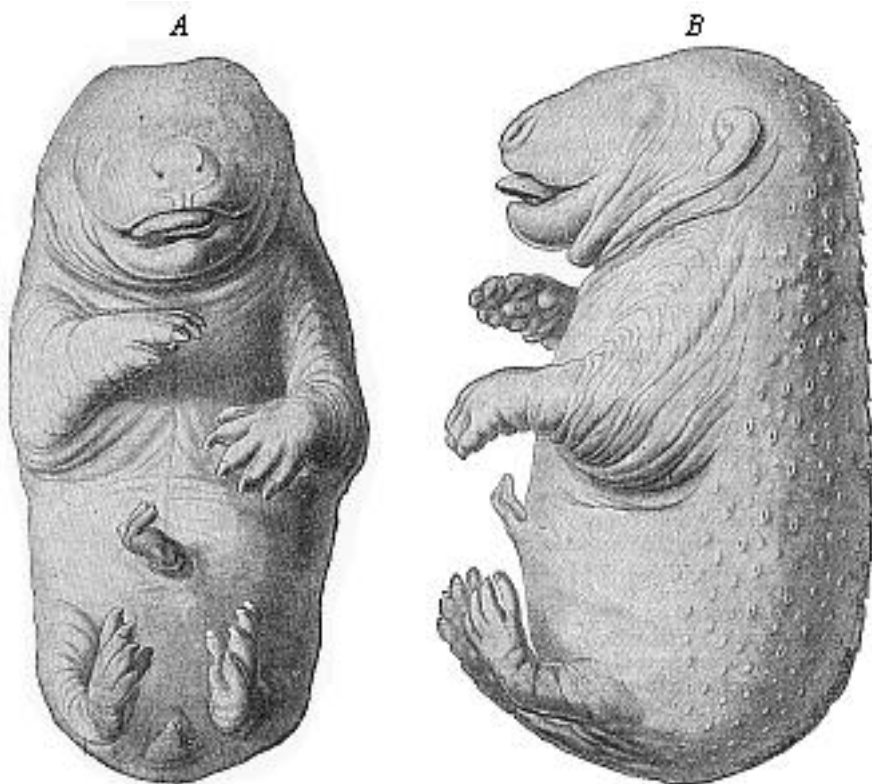


Рис. 289-Эмбрион **медведя** (*Ursus arctos*). А - вид с брюшной стороны, В - с левой.

Тот факт, что наш волосяной покров унаследован непосредственно от антропоидных обезьян, подтверждается, по мнению Дарвина, интересным направлением рудиментарных волосков на наших руках, которое невозможно объяснить никаким другим способом. Как на верхней, так и на нижней части руки они направлены к локтю. Здесь они сходятся под тупым углом. Это любопытное расположение встречается только у антропоидных обезьян - гориллы, шимпанзе, оранга и нескольких видов гиббонов - помимо человека (рис. 203, 207). У других видов гиббонов волоски направлены в сторону руки как на верхней, так и на нижней руке, как и у остальных млекопитающих. Мы можем легко объяснить эту замечательную особенность антропоидов и человека, исходя из того, что наши общие предки имели обыкновение (как и сегодня антропоидные обезьяны) класть руки над головой или на ветку над головой во время дождя. В таком положении волоски, направленные вниз, помогают дождю стекать. Таким образом, направление волос на нижней части руки напоминает нам сегодня об этом полезном обычае наших антропоидных предков.

Нервная система человека и всех других позвоночных, когда она полностью сформирована, представляет собой чрезвычайно сложный аппарат, который по анатомическому строению и физиологическим функциям можно сравнить с разветвленной телеграфной системой. Главной станцией системы является центральный мозг или центральная нервная система, бесчисленные ганглиозные клетки или *нейроны* (рис. 9) которой соединены ветвящимися отростками друг с другом и с множеством тончайших проводящих проводов. Последние представляют собой периферические и повсеместно распространенные нервные волокна; вместе со своим терминальным аппаратом, органами чувств и т. д. они составляют проводящий мозг или периферическую нервную систему. Некоторые из них - сенсорные нервные волокна - проводят впечатления от кожи и других органов чувств к центральному мозгу; другие - двигательные нервные волокна - передают волевые команды мышцам.

Центральная нервная система или центральный мозг (*medulla centralis*) - это настоящий орган психического действия в более узком смысле. Как бы мы ни представляли себе тесную связь этого органа и его функций, несомненно, что характерные для него действия, которые мы называем ощущениями, волей и мышлением, неразрывно зависят от нормального развития материального органа у человека и всех высших животных. Поэтому мы должны обратить особое внимание на эволюцию последнего. Поскольку она может дать нам важнейшую информацию о природе "души", она должна представлять большой интерес. Если центральный костный мозг развивается в человеческом эмбрионе точно так же, как и в эмбрионах других млекопитающих, то эволюция психического органа человека из центрального органа других млекопитающих, а через них - из низших позвоночных, не подлежит сомнению. Никто не может сомневаться в том, что эти эмбриональные явления имеют огромное значение.

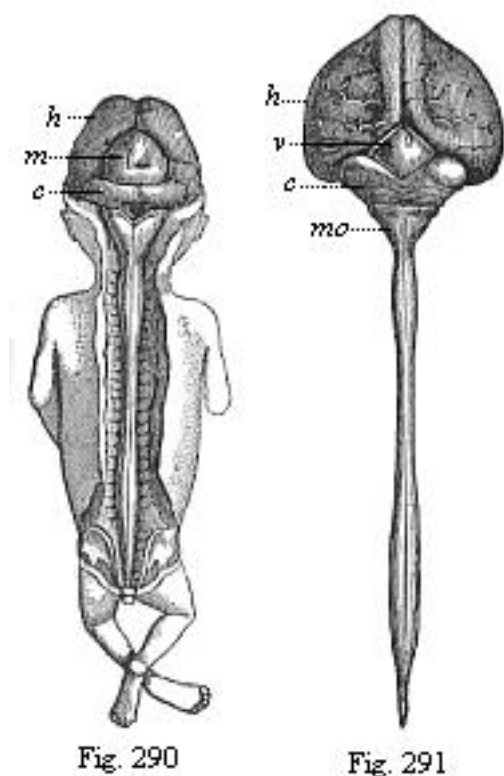


Fig. 290

Fig. 291

Рис. 290 - Человеческий **эмбрион** в возрасте трех месяцев, со спинной стороны: головной и спинной мозг обнажены. (Из Кёлликера.) *h* полушария головного мозга (передний мозг), *m* corpora quadrigemina (средний мозг), *c* мозжечок (задний мозг): под последним находится треугольный продолговатый мозг (задний мозг).

Рис. 291 - Центральный **мозг** четырехмесячного **эмбриона человека** со спины. (По Келлиkerу). *h* большие полушария, *v* четверохолмие, *c* мозжечок, *mo* продолговатый мозг: под ним спинной мозг.

Для того чтобы понять их полностью, мы должны сначала сказать пару слов об общей форме и анатомическом составе зрелого центрального мозга человека. Как и центральная нервная система всех других видов Craniotes, он состоит из двух частей - головного мозга (*medulla capitis* или *encephalon*) и спинного мозга (*medulla spinalis* или *notomyelon*). Первый заключен в костный череп, второй - в костный позвоночный столб. Двенадцать пар черепно-мозговых нервов идут от головного мозга, а тридцать одна пара спинномозговых нервов - от спинного мозга к остальным частям тела (рис. 171). При общем анатомическом исследовании обнаруживается, что спинной мозг представляет собой цилиндрический шнур с

веретенообразной луковицей как в области шеи вверху (у последнего шейного позвонка), так и в области поясницы (у первого поясничного позвонка) внизу (рис. 291). В шейном отделе от спинного мозга отходят сильные нервы верхних конечностей, а в поясничном отделе - нижних конечностей. Выше он переходит в головной мозг через продолговатый мозг (рис. 291 мо). Спинной мозг кажется плотной массой нервного вещества, но по оси он имеет узкий канал, который переходит в расположенные выше мозговые желудочки и заполнен, как и они, прозрачной жидкостью.

Мозг - это большая нервная масса, занимающая большую часть черепа, имеющая наиболее сложное строение. При общем осмотре он делится на две части - головной мозг и мозжечок. Мозжечок лежит впереди и выше, на его поверхности имеются знакомые нам характерные извилины и борозды (рис. 292, 293). С верхней стороны он разделен глубокой продольной трещиной на две половины - полушария головного мозга (); они соединены между собой *мозолистым телом (corpus callosum)*. Большой мозг отделен от малого мозжечка глубокой поперечной бороздой. Последний лежит позади и ниже, и на его поверхности также имеется множество борозд, но гораздо более тонких и правильных, с извилинами между ними. Мозжечок также разделен продольной трещиной на две половины - "малые полушария"; они соединены червеобразным отростком, *vermis cerebelli*, вверху и широким *pons Varolii* внизу (рис. 292 VI).

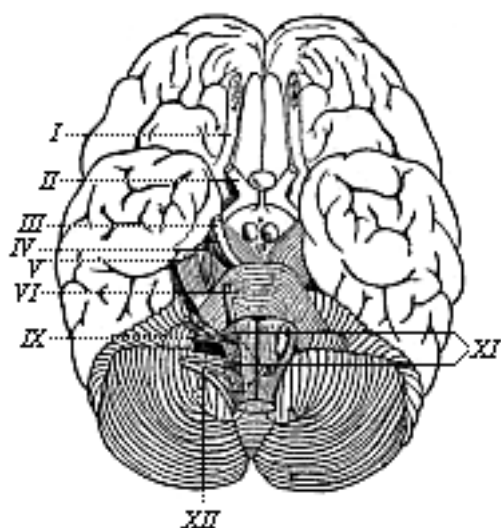


Рис. 292 - **Мозг человека**, вид снизу. (По Г. Мейеру.) Сверху (спереди) - головной мозг с его обширными ветвящимися бороздами; снизу (сзади) - мозжечок с его узкими параллельными бороздами. Римские цифры обозначают корешки двенадцати пар черепно-мозговых нервов, расположенных последовательно по направлению кзади.

Но сравнительная анатомия и онтогенез учат нас, что у человека и всех других краниотов мозг сначала состоит не из этих двух, а из трех, а затем из пяти последовательных частей. Именно в такой же форме - в виде пяти последовательных везикул - они встречаются в эмбрионе всех краниотов, от циклостомы и рыб до человека. Но как бы ни были они похожи в своем зачаточном состоянии, в дальнейшем они значительно отличаются. У человека и высших млекопитающих первый из этих желудочков, головной мозг, растет так сильно, что в зрелом состоянии это, безусловно, самая большая и тяжелая часть мозга. К нему относятся не только большие полушария, но и соединяющий их мозолистый мозг, обонятельные доли, от которых берут начало обонятельные нервы, и большинство структур, расположенных на крыше и дне больших боковых желудочков внутри обоих полушарий, таких как *corpora striata*. С другой стороны, *таламус зрительного нерва*, который находится между ними, относится

ко второму отделу, который развивается из "промежуточного мозга"; к этому же отделу относятся единственный третий мозговой желудочек и структуры, известные как *corpora geniculata*, *infundibulum* и шишковидная железа. Позади этих частей, между мозгом и мозжечком, мы находим небольшой ганглий, состоящий из двух выступов, который называется *corpus quadrigeminum* из-за поверхностной поперечной трещины, пересекающей его (рис. 290 *m* и 291 *v*). Хотя у человека и высших млекопитающих это четырехстворчатое тело очень незначительно, оно образует особый третий отдел, сильно развитый у низших позвоночных, - "средний мозг". Четвертый отдел - это "задний мозг" или малый мозг (мозжечок) в более узком смысле, с единственной средней частью, вермисом, и парой боковых частей, "малыми полушариями" (рис. 291 *b*). Наконец, пятый и последний отдел - продолговатый мозг (рис. 291 *mo*), который содержит единственную четвертую мозговую полость и прилегающие к ней части (пирамиды, оливарные тела, *corpora restiformia*). Продолговатый мозг переходит в спинной мозг (*medulla spinalis*). Узкий центральный канал спинного мозга продолжается выше в четырехугольную четвертую мозговую полость продолговатого мозга, дном которой является четырехугольная впадина. Отсюда узкий проток, называемый "акведуком Сильвия", проходит через *corpus quadrigeminum* в третий мозговой желудочек, который лежит между двумя талами зрительного нерва; он, в свою очередь, соединен с парами боковых желудочков, которые лежат справа и слева в больших полушариях. Таким образом, все полости центрального мозга непосредственно связаны между собой. Все эти части мозга имеют бесконечно сложное строение в деталях, но мы не можем углубляться в это. Хотя у человека и высших позвоночных он гораздо более сложен, чем у низших классов, он развивается у всех них из одной и той же рудиментарной структуры - пяти простых мозговых пузырьков эмбрионального мозга.

Но прежде чем мы рассмотрим развитие сложной структуры мозга из этого простого ряда везикул, давайте на мгновение взглянем на низших животных, у которых нет мозга. Даже у бесчерепного позвоночного, амфиокса, мы не находим самостоятельного мозга, как мы уже видели. Весь центральный мозг представляет собой простой цилиндрический шнур, идущий по всей длине тела и заканчивающийся одинаково просто на обоих концах - простая медуллярная трубка. Все, что мы можем обнаружить, - это маленькую пузырьковую луковицу в передней части трубки, дегенеративный рудимент примитивного мозга. Такую же простую медуллярную трубку мы встречаем в первом строении личинки асцидии, в том же характерном положении, над хордой. При ближайшем рассмотрении мы находим здесь также небольшую везикулярную припухлость на переднем конце трубки, первый след дифференциации ее на головной и спинной мозг. Вероятно, у вымерших беспозвоночных эта дифференциация была более развитой, а мозговая луковица - более выраженной (рис. 98-102). Головной мозг филогенетически старше спинного, так как туловище появилось только после головы. Если принять во внимание неоспоримое родство *Ascidiae* с *Vermalia* и вспомнить, что мы можем проследить всех *Chordonia* до низших *Vermalia*, кажется вероятным, что простой центральный мозг первых эквивалентен простому нервному ганглию, который лежит над пищеводом у низших червей и давно известен как "верхний глоточный ганглий" (*ganglion pharyngeum superius*); было бы лучше назвать его примитивным или вертикальным мозгом (*acroganglion*).

Вероятно, этот верхний гортанный ганглий низших червей и есть та структура, из которой развился сложный центральный мозг высших животных. Медуллярная трубка хордовых образовалась за счет удлинения вертикального мозга на дорсальной стороне. У всех остальных животных центральная нервная система развита совершенно иначе, чем верхний глоточный ганглий; у членистоногих, в частности, добавилось глоточное кольцо с

вентральным мозгом. У моллюсков также есть глоточное кольцо, но его нет у позвоночных. У них центральный костный мозг продлен вниз по дорсальной стороне, а у членистоногих - по вентральной. Этот факт сам по себе доказывает, что между позвоночными и членистоногими нет прямой связи. Неудачные попытки вывести спинной мозг первых из вентрального мозга вторых полностью провалились (см. с. 219).

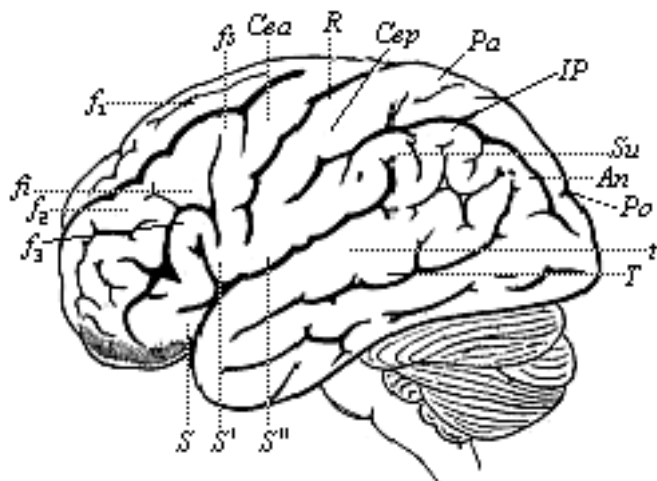


Рис. 293 - **Мозг человека**, вид слева. (По Г. Мейеру) Борозды головного мозга обозначены толстыми, а мозжечка - более тонкими линиями. Под последним мы видим продолговатый мозг. *f1-f2* лобные сращения, *C* центральные сращения, *S* фиссура Сильвиуса, *T* височная борозда, *Pa* теменные доли, *An* угловая извилина, *Po* теменно-затылочная фиссура.

Рассматривая эмбриологию нервной системы человека, мы должны исходить из того важного факта, который мы уже видели, что первой ее структурой у человека и всех высших позвоночных является простая продолговатая трубка, и что она отделяется от наружного зародышевого слоя по средней линии подошвенного эмбрионального щита. Как читатель помнит, прямая медуллярная борозда впервые появляется в середине сандалевидного зародышевого щита. С каждой стороны от нее параллельные границы изгибаются в виде дорсальных или медуллярных выбуханий. Они изгибаются вместе со своими свободными границами и образуют таким образом замкнутую медуллярную трубку (рис. 133-137). Сначала эта трубка находится непосредственно под роговой пластинкой, но затем она продвигается внутрь, верхние края провизорных пластинок срастаются между роговой пластинкой и трубкой, соединяются над последней и образуют полностью закрытый канал. Как очень верно замечает Гегенбаур, "это постепенное встраивание в внутреннюю часть тела - процесс, приобретенный с прогрессирующей дифференциацией и более высокой потенцией, которую это обеспечивает; благодаря этому процессу орган, имеющий большую ценность для организма, оказывается погребенным внутри каркаса". (Ср. рис. 143-146).

У циклостомы - стадии выше акрании - передний конец цилиндрической медуллярной трубки рано начинает расширяться в грушевидный пузырек; это первый контур самостоятельного мозга. Таким образом, центральный мозг позвоночных четко делится на две главные части - головной и спинной мозг. Простая везикулярная форма мозга, сохраняющаяся некоторое время у *Cyclostoma*, поначалу встречается и у всех высших позвоночных (рис. 153 *hb*). Но у них она вскоре исчезает: единая везикула делится на несколько последовательных частей поперечными перетяжками. Сначала таких сужений два, разделяющих мозг на три последовательные везикулы (передний мозг, средний мозг и задний мозг, рис. 154 *v, m, h*). Затем первая и третья подразделяются новыми перетяжками, и таким образом получается пять последовательных отделов (рис. 155).

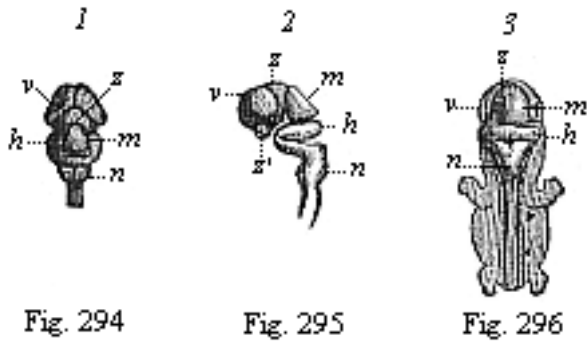


Fig. 294

Fig. 295

Fig. 296

Рис. 294-296-Центральный **костный мозг эмбриона человека** с седьмой недели, длина 4/5 дюйма. (Из Кёлликера.) Рис. 294. Мозг сверху, *v* передний мозг, *z* промежуточный мозг, *m* средний мозг, *h* задний мозг, *n* задний мозг. Рис. 295. Головной мозг с верхней частью шнура, слева. Рис. 296. Вид сзади на весь эмбрион: головной и спинной мозг обнажены.

У всех краниотов, начиная с циклостомы и заканчивая человеком, из этих пяти первоначальных мозговых пузырьков развиваются одни и те же части, хотя и очень по-разному. Из первого пузырька, переднего мозга (рис. 155 *v*), образуется самая большая часть головного мозга - большие полушария, обонятельные доли, *corpora striata*, мозолистый мозг и форникс. Из второго пузырька, промежуточного мозга (*z*), берут начало, прежде всего, таламус зрительного нерва, другие части, окружающие третий мозговой желудочек, а также инфундибулум и шишковидная железа. Из третьего пузырька, среднего мозга (*m*), образуются *corpora quadrigemina* и акведук Сильвиуса. Из четвертого пузырька, заднего мозга (*h*), развивается большая часть мозжечка, а именно вермис и два малых полушария. Наконец, из пятого пузырька, заднего мозга (*n*), формируется продолговатый мозг с четырехугольной ямкой (дно четвертого желудочка), пирамидами, оливарными телами и т. д.

Безусловно, сравнительно-анатомическим и онтогенетическим фактом величайшего значения следует считать то, что у всех краниотов, от низших циклостомов и рыб до приматов и человека, мозг развивается в зародыше совершенно одинаково. Первый зачаток его всегда представляет собой простое везикулярное расширение переднего конца продолговатого мозга. В каждом случае из этой луковицы развиваются сначала три, а затем пять везикул, и из пяти примитивных везикул формируется постоянный мозг со всеми его сложными анатомическими структурами, столь разнообразными в различных классах позвоночных. Когда мы сравниваем зрелый мозг рыбы, амфибии, рептилии, птицы и млекопитающего, кажется невероятным, что мы можем привести различные части этих органов, которые так сильно отличаются внутренне и внешне, к общим типам. Тем не менее, все эти различные мозги Craniote начинали с одной и той же рудиментарной структуры. Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить соответствующие стадии развития эмбрионов этих разных животных.

Это сравнение чрезвычайно поучительно. Если распространить его на весь ряд краниотов, то вскоре обнаружится следующий интересный факт: у циклостомов (*Myxinoidea* и *Petromyzonta*), которых мы признали самыми низкими и ранними краниотами, весь мозг остается на протяжении всей жизни на очень низкой стадии, которая очень коротка и проходит у зародышей высших краниотов; они сохраняют пять первоначальных отделов мозга неизменными. У рыб мы находим существенную и значительную модификацию пяти везикул; очевидно, что в первую очередь это мозг селяхий, а затем ганоидов, от которых, с одной стороны, должен произойти мозг остальных рыб, а с другой стороны, двустворчатых моллюсков и амфибий, а через них и высших позвоночных. У рыб и *Amphibia* (рис. 300)

преобладает развитие среднего мозга, а также заднего мозга, первый, второй и четвертый отделы остаются очень примитивными. У высших позвоночных все наоборот: первый и третий отделы, головной мозг и мозжечок, развиты исключительно сильно, а средний мозг и задний мозг остаются маленькими. Четырехстворчатое тело в основном покрыто головным мозгом, а продолговатое - мозжечком. Но у высших позвоночных мы находим несколько стадий развития. Начиная с *Amphibia* и далее мозг (а вместе с ним и психическая жизнь) развивается в двух разных направлениях; по одному из них следуют рептилии и птицы, а по другому - млекопитающие. Развитие первого отдела, переднего мозга, особенно характерно для млекопитающих. Только у них головной мозг становится настолько большим, что покрывает все остальные части мозга (рис. 293, 301-304).

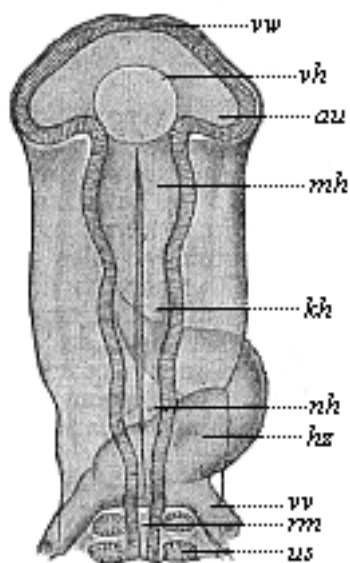


Рис. 297 Голова **эмбриона цыпленка** (вылупившегося через 58 часов), со спины. (По Михалковичу.) *vw* передняя стенка переднего мозга, *vh* его желудочек, *au* зрительные пузырьки, *mh* средний мозг, *kh* задний мозг, *nh* задний мозг, *hz* сердце (вид снизу), *vv* вителлиновые вены, *us* примитивный сегмент, *rm* спинной мозг.

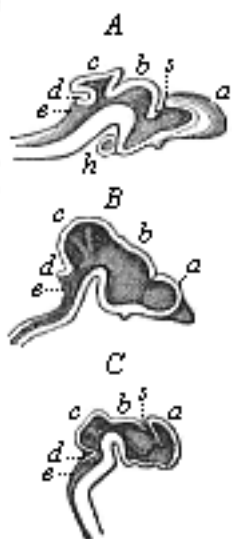


Fig. 298

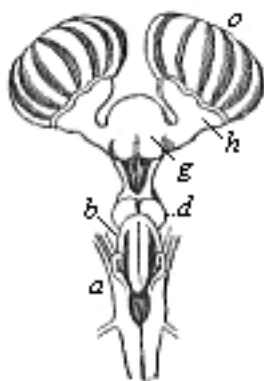


Fig. 299

Рис. 298 - Мозг **трех эмбрионов краниоты** в вертикальном разрезе. А - акула (*Heptarchus*), В - змея (*Coluber*), С - коза (*Capra*). *a* передний мозг, *b* промежуточный мозг, *c* средний мозг, *d*

задний мозг, е задний мозг, s примитивная расщелина. (Из Гегенбаура.)

Рис. 299 - Мозг **акулы** (*Scyllium*), вид сзади. *g* передний мозг, *h* обонятельные доли, которые посылают большие обонятельные нервы к носовой капсуле (*o*), *d* промежуточный мозг, *b* средний мозг; за ним незначительная структура заднего мозга, *a* после мозга. (Из Гегенбаура.)

Также заметны вариации в относительном положении мозговых пузырьков. У низших краниотов они изначально лежат почти в одной плоскости. Когда мы рассматриваем мозг сбоку, мы можем провести прямую линию через все пять везикул. Но у амниот происходит значительный изгиб мозга вместе с изгибом головы и шеи; вся верхняя дорсальная поверхность мозга развивается гораздо больше, чем нижняя вентральная. Это вызывает изгиб, так что части располагаются следующим образом: Передний мозг находится прямо впереди и ниже, промежуточный - немного выше, а средний - выше всех; задний мозг лежит немного ниже, а задний - еще ниже. Подобное мы находим только у амниот - рептилий, птиц и млекопитающих.

Таким образом, хотя мозг млекопитающих в целом сходен с мозгом птиц и рептилий, между ними есть и разительные отличия. У зауропсид (птиц и рептилий) хорошо развиты средний мозг и средняя часть заднего мозга. У млекопитающих эти части не растут, а передний мозг развивается настолько, что перекрывает другие везикулы. Продолжая расти кзади, он, наконец, покрывает весь остальной мозг, а также закрывает средние отделы с боков (рис. 301-303). Этот процесс имеет огромное значение, так как передний мозг является органом высшей психической жизни, и в нем осуществляются те функции нервных клеток, которые мы обозначаем словом "душа" (). Высшие достижения животного организма - чудесные проявления сознания и сложные молекулярные процессы мышления - имеют свое место в переднем мозге. Мы можем удалить большие полушария по частям у млекопитающего, не убивая его, и тогда мы увидим, как высшие функции сознания, мышления, воли и ощущений постепенно разрушаются и в конце концов полностью исчезают. Если животное кормить искусственно, оно может оставаться в живых долгое время, поскольку разрушение психических органов ни в коем случае не влечет за собой исчезновения способностей к пищеварению, дыханию, кровообращению, мочеиспусканию - словом, вегетативных функций. Страдают лишь сознательные ощущения, волевые движения, мышление и сочетание различных высших психических функций.

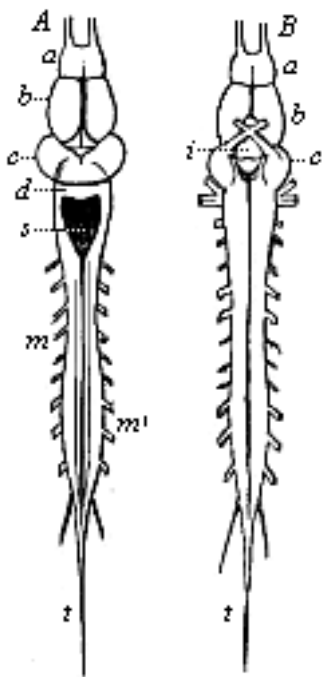


Рис. 300 - Мозг и **спинной мозг лягушки**. А - с дорсальной, Б - с вентральной стороны. а обонятельные доли перед (*b*) передним мозгом, *i* инфундибулум в основании промежуточного мозга, *c* средний мозг, *d* задний мозг, *s* четырехугольная ямка в заднем мозге, *m* спинной мозг (очень короткий у лягушки), *m'* корешки спинномозговых нервов, *t* конечные волокна спинного мозга. (Из Гегенбаура.)

Передний мозг, орган этих функций, достигает такого высокого уровня развития только у более продвинутых плацентарных, и таким образом мы получаем простое объяснение интеллектуального превосходства высших млекопитающих. Душа большинства низших плацентарных не намного выше души рептилий, но среди высших плацентарных мы видим непрерывную градацию умственных способностей вплоть до обезьян и человека. В гармонии с этим мы находим поразительную вариацию в степени развития их переднего мозга, не только качественную, но и количественную. Масса и вес мозга у современных млекопитающих гораздо больше, а дифференциация его различных частей важнее, чем у их вымерших третичных предков. Это можно показать палеонтологически в любом конкретном порядке. Мозг ныне живущих копытных (относительно размеров тела) в четыре-шесть раз (в высших группах даже в восемь раз) больше, чем у их более ранних третичных предков, хорошо сохранившиеся черепа которых позволяют определить размер и массу мозга.

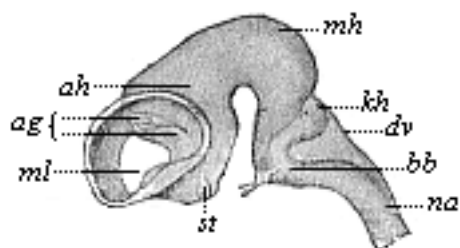


Рис. 301 - Мозг **эмбриона быка** длиной два дюйма. (По Михалковичу.) Вид слева; боковая стенка левого полушария удалена, *st* corpora striata, *ml* Monro-foramen, *ag* arterial plexus, *ah* Ammon's horn, *mh* middle brain, *kh* cerebellum, *dv* roof of the fourth ventricle, *bb* pons Varolii, *na* medulla oblongata.

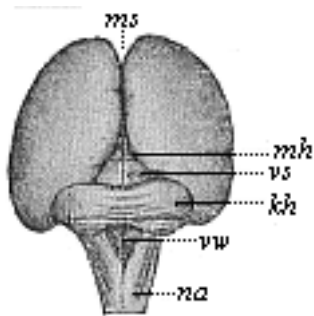


Рис. 302 - Мозг **эмбриона человека** в возрасте двенадцати недель (по *Михалковичу*). Вид сзади и сверху. *ms* мантийная борозда, *mh* corpora quadrigemina (средний мозг), *vs* anterior medullary ala, *kh* cerebellum, *vv* fourth ventricle, *na* medulla oblongata.

У низших млекопитающих поверхность полушарий головного мозга довольно гладкая и ровная, как у кролика (рис. 304). Более того, передний мозг остается настолько маленьким, что не покрывает средний мозг. На более высокой стадии средний мозг покрывается, но задний остается свободным. Наконец, у обезьян и человека последний также покрывается передним мозгом. Аналогичное постепенное развитие мы можем проследить в изломах и извилинах, которые встречаются на поверхности головного мозга высших млекопитающих (рис. 292, 293). Если мы сравним различные группы млекопитающих в отношении этих изломов и извилин, то обнаружим, что их развитие идет шаг за шагом с развитием психической жизни.

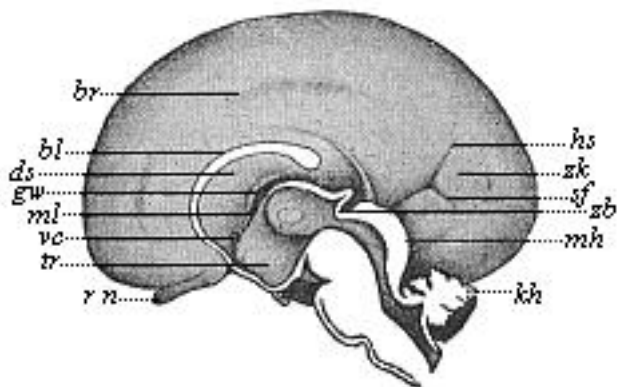


Рис. 303 - Мозг **эмбриона человека** в возрасте 24 недель, разрезанный пополам в срединной плоскости: правое полушарие видно изнутри. (Из *Михалковича*.) *rn* обонятельный нерв, *tr* воронка промежуточного мозга, *vc* передняя спайка, *ml* Monro-foramen, *gw* fornix, *ds* прозрачная оболочка, *bl* corpus callosum, *br* расщелина на его границе, *hs* затылочная расщелина, *zh* cuneus, *sf* затылочная поперечная расщелина, *zb* шишковидная железа, *mh* corpora quadrigemina, *kh* мозжечок.

В последние годы этому разделу церебральной анатомии уделяется большое внимание, и в пределах человеческой расы были обнаружены очень яркие индивидуальные различия. У всех людей, обладающих особыми дарованиями и высоким интеллектом, извилинки и фиссуры развиты гораздо сильнее, чем у обычного человека; причем у последних они развиты сильнее, чем у идиотов и других людей с низкими умственными способностями. Среди млекопитающих существует аналогичная градация внутреннего строения переднего мозга. В частности, мозолистое тело, соединяющее два полушария головного мозга, развито только у плацентарных. Другие структуры - например, боковые желудочки, - которые поначалу кажутся характерными для человека, встречаются также у высших приматов, и только у них. Долгое время считалось, что у человека в головном мозге есть некоторые

отличительные органы, которые не встречаются ни у одного другого животного. Но при тщательном изучении выяснилось, что это не так, а характерные особенности человеческого мозга в зачаточной форме встречаются у низших обезьян и более или менее полно развиты у высших приматов. Хаксли в своей книге *"Место человека в природе"* (1863) убедительно показал, что различия в формировании мозга внутри группы приматов образуют более глубокую пропасть между низшими и высшими обезьянами, чем между высшими обезьянами и человеком.

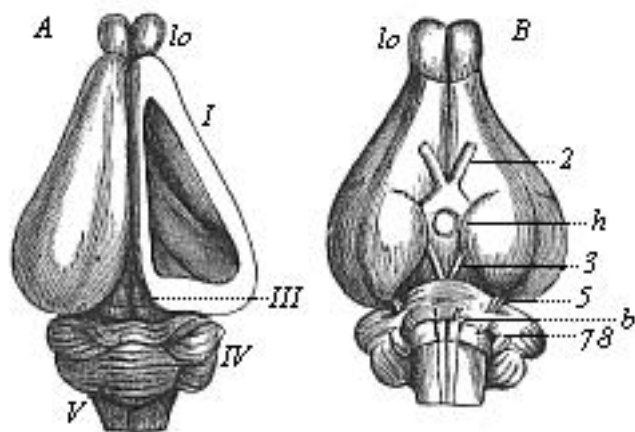


Рис. 304 - Мозг **кролика**. А с дорсальной, В с вентральной стороны, *lo* обонятельные доли, *I* передний мозг, *h* гипофиз у основания промежуточного мозга, *III* средний мозг, *IV* задний мозг, *V* после мозга, *2* зрительный нерв, *3* глазодвигательный нерв, *5-8* черепно-мозговые нервы. На рисунке А крыша правого полушария (*I*) удалена, так что мы можем видеть *corpora striata* в боковом желудочке. (Из Гегенбаура.)

Сравнительная анатомия и физиология мозга высших и низших млекопитающих очень поучительна и дает важную информацию в связи с главными вопросами психологии.

Центральный мозг (головной и спинной) у человека, как и у всех других млекопитающих, развивается из медуллярной трубки, то же самое относится и к проводящему мозгу, или "периферической нервной системе". Она состоит из *сенсорных* нервов, которые центростремительно проводят впечатления от кожи и органов чувств к центральному мозгу, и *двигательных* нервов, которые центробежно передают движения воли от центрального мозга к мышцам. Все эти периферические нервы вырастают из медуллярной трубки (рис. 171) и являются, как и она, продуктами кожно-чувственного слоя.

Полное совпадение в строении и развитии психических органов, которое мы находим у человека и высших млекопитающих и которое может быть объяснено только их общим происхождением, имеет глубокое значение для монистической психологии. Это видно в полном свете только тогда, когда мы сравниваем эти морфологические факты с соответствующими физиологическими явлениями и помним, что каждое психическое действие требует для своего полного и нормального осуществления полного и нормального состояния соответствующей структуры мозга. Сложнейшие молекулярные движения внутри нервных клеток, которые мы всесторонне описываем как "жизнь души", не могут существовать у позвоночных, а значит, и у человека, без их органов в большей степени, чем кровообращение без сердца и крови. А поскольку центральный костный мозг развивается у человека из той же медуллярной трубки, что и у других позвоночных, и поскольку человек разделяет характерную структуру своего головного мозга (органа мышления) с антропоидными обезьянами, его психическая жизнь также должна иметь то же происхождение, что и у них.

Если мы оценим всю тяжесть этих морфологических и физиологических фактов и дадим правильную филогенетическую интерпретацию наблюдениям эмбриологии, мы увидим, что старая идея личного бессмертия человеческой души научно несостоятельна. Смерть прекращает у человека, как и у любого другого позвоночного, физиологическую функцию нейронов головного мозга, бесчисленных микроскопических ганглиозных клеток, коллективная деятельность которых известна как "душа". Я полностью показал это в одиннадцатой главе моей "*Загадки Вселенной*".

Глава XXV. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНОВ ЧУВСТВ

Органы чувств, несомненно, являются одной из самых важных и интересных частей человеческого тела; это органы, с помощью которых мы получаем знания об объектах окружающего мира. *Nihil est in intellectu quod non prius fuerit in sensu*. Они являются первыми источниками жизни души. Нет другой части тела, в которой мы обнаружили бы столь сложные анатомические структуры, взаимодействующие с определенной целью; и нет другого органа, в котором удивительная и целеустремленная структура, кажется, так ясно заставляет нас признать наличие Творца и заранее продуманного плана. Поэтому дуалисты прилагают особые усилия, чтобы привлечь наше внимание к "мудрости Творца" и замыслу, видимому в Его работах. На самом деле, по зрелом размышлении вы обнаружите, что в этой теории Творец играет роль умного механика или часовщика; все эти привычные телеологические представления о Творце и творении в конечном счете основаны на подобном детском антропоморфизме.

Однако мы должны признать, что на первый взгляд телеологическая теория дает самое простое и удовлетворительное объяснение этих целеустремленных структур. Если мы просто рассмотрим структуру и функции наиболее развитых органов чувств, то покажется, что их невозможно объяснить без постулирования творческого акта. Однако эволюция ясно показывает нам, что эта популярная идея совершенно неверна. С ее помощью мы обнаруживаем, что целеустремленные и замечательные органы чувств были развиты, как и все остальные органы, без какого-либо заранее продуманного дизайна, в результате того же механического процесса естественного отбора, той же постоянной корреляции адаптации и наследственности, с помощью которой другие целеустремленные структуры в животном организме медленно и постепенно появлялись в борьбе за жизнь.

Как и большинство других позвоночных, человек имеет шесть органов чувств, которые служат для восьми различных классов ощущений. Кожа служит для ощущения давления и температуры. Это самый древний, самый низкий и самый неясный из органов чувств; он распределен по всей поверхности тела. Другие органы чувств локализованы. Сексуальное чувство связано с кожей наружных половых органов, чувство вкуса - со слизистой оболочкой рта (языком и нёбом), а обоняние - со слизистой оболочкой носовой полости. Для двух наиболее развитых и высоко дифференцированных сенсорных функций существуют специальные и очень сложные механические структуры - глаз для чувства зрения и ухо для чувства слуха и пространства (равновесия).

Сравнительная анатомия и физиология учат нас, что у низших животных нет дифференцированных органов чувств; все их ощущения воспринимаются поверхностью кожи. Недифференцированный кожный слой или эктодерма *Gastræa* - это простой слой клеток, из которых развились дифференцированные органы чувств всех *Metazoa* (включая

позвоночных). Исходя из предположения, что в происхождении ощущений могут быть задействованы только поверхностные части тела, непосредственно соприкасающиеся с внешним миром, мы сразу же видим, что органы чувств также должны были возникнуть там. Так оно и есть на самом деле. Основная часть всех органов чувств возникает из кожно-сенсорного слоя, частично непосредственно из роговой пластинки, частично из мозга, передовой части медуллярной трубки, после того как она отделилась от роговой пластинки. Если мы сравним эмбриональное развитие различных органов чувств, то увидим, что все они появляются на свет в самой простой форме; чудесные приспособления, которые делают высшие органы чувств одними из самых замечательных и сложных структур в организме, развиваются лишь постепенно. В филогенетическом объяснении их сравнительная анатомия и онтогенез достигают своего величайшего триумфа. Но вначале все органы чувств - это просто участки кожи, в которых разрастаются сенсорные нервы. Сами эти нервы изначально имели однородный характер. Различные функции или специфические энергии дифференцированных нервов чувств были развиты лишь постепенно, путем разделения труда. В то же время их простые терминальные расширения в коже превратились в чрезвычайно сложные органы.

Нетрудно заметить огромную поучительность этих исторических фактов в связи с жизнью души. Вся философия будущего преобразится, как только психология осознает эти генетические явления и положит их в основу своих умозрений. Когда мы беспристрастно изучаем руководства по психологии, опубликованные самыми выдающимися философами-спекулянтами и до сих пор широко распространенные, мы поражаемся наивности, с которой авторы выдвигают свои воздушные метафизические спекуляции, невзирая на важные эмбриологические факты, которые полностью их опровергают. Однако наука об эволюции, в сочетании с огромным прогрессом в сравнительной анатомии и физиологии органов чувств, обеспечивает единственную надежную эмпирическую основу естественной психологии.

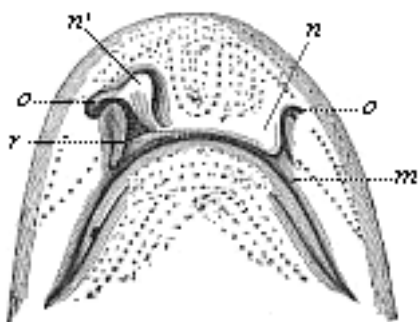


Рис. 305-Голова **акулы** (*Scyllium*), с вентральной стороны. *m* рот, *o* обонятельные ямки, *r* носовая борозда, *n* носовая складка в естественном положении, *n'* носовая складка втянута. (Точки - отверстия слизистых каналов.) (Из Гегенбаура.)

По терминальным расширениям чувствительных нервов мы можем распределить органы чувств человека на три группы, которые соответствуют трем стадиям развития. К первой группе относятся те органы, нервы которых распространяются довольно просто по свободной поверхности кожи (органы чувства давления, тепла и пола). Во второй группе нервы распространяются в слизистой оболочке полостей, которые вначале являются углублениями или инвагинациями кожи (органы обоняния и вкуса). Третью группу образуют очень сложные органы, нервы которых распространяются во внутреннем пузырьке, отделенном от кожи (органы зрения, слуха и пространства).

О развитии низших органов чувств можно сказать немного. Мы уже рассмотрели (с. 268) орган осязания и температуры в коже. Остается добавить, что в кориуме человека и всех высших позвоночных развиваются бесчисленные микроскопические органы чувств, но точное отношение их к ощущениям давления или сопротивления, тепла и холода еще не объяснено. Органами такого рода, в которых или на которых заканчиваются кожные нервы, являются "тактильные тельца" (или тельца Пачиниана) и концевые луковицы. Подобные тельца мы находим в органах полового чувства, мужском половом члене и женском клиторе; они представляют собой отростки кожи, развитие которых мы рассмотрим позже (вместе с остальными половыми органами, глава XXIX). Эволюция органа вкуса, языка и нёба, также будет рассмотрена позже, вместе с эволюцией пищеварительного канала, к которому принадлежат эти части (глава XXVII). Пока же отмечу лишь, что слизистая оболочка языка и нёба, в которой заканчивается вкусовой нерв, берет начало от части наружной кожи. Как мы уже видели, вся ротовая полость формируется не как часть собственно кишечной трубки, а как ямкообразная складка в наружной коже (с. 139). Поэтому ее слизистая выстилка образована не из висцерального, а из кожного слоя, а вкусовые клетки на поверхности языка и нёба являются продуктами не кишечно-волокистого, а кожно-чувственного слоя.

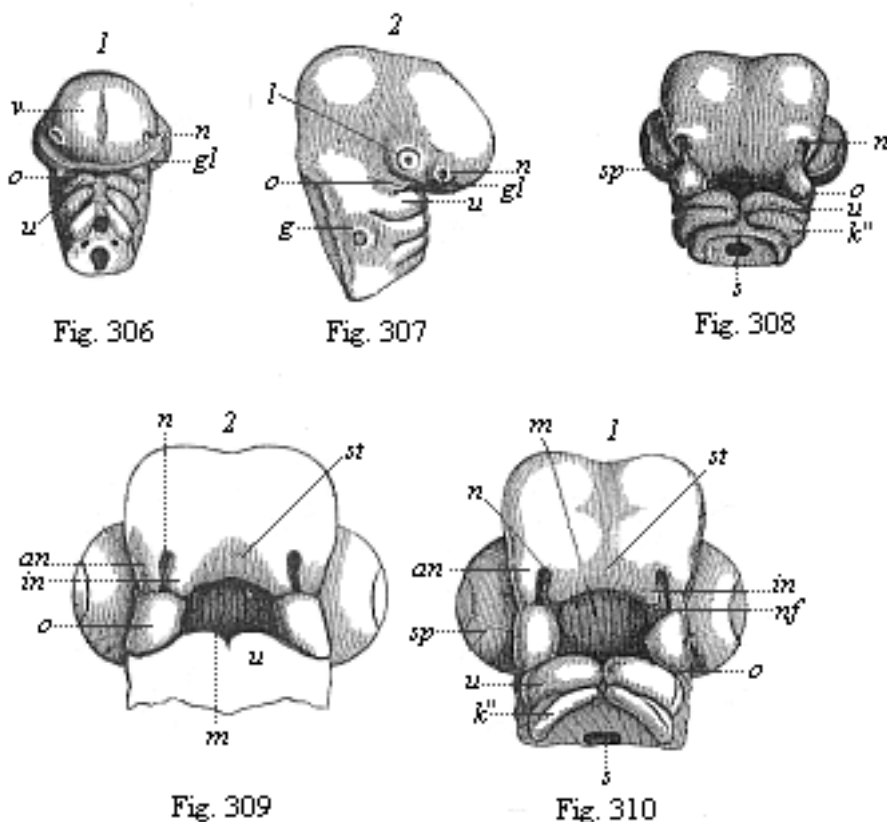


Рис. 306 и 307-Голова трехдневного **эмбриона**: 2.306 вид спереди, 2.307 справа. *n* зачатки носа (обонятельные ямки), *l* зачатки глаз (зрительные ямки), *g* зачатки уха (аускультативная ямка), *v* передний мозг, *gl* глазное дно, *o* отросток верхней челюсти, *u* отросток нижней челюсти первой жаберной дуги.

Рис. 308 - Голова четырехдневного **эмбриона цыпленка**, снизу. *n* носовая ямка, *o* верхнечелюстной отросток первой жаберной дуги, *u* нижнечелюстной отросток той же дуги, *k''* вторая жаберная дуга, *sp* хориоидальная щель глаза, *s* пищевод.

Рис. 309 и 310 - головы **эмбрионов цыплят**: 309 - в конце четвертой, 310 - в начале пятой

недели. Буквы как на рис. 308, за исключением: *in* внутренний, *an* наружный, *nasal process*, *nf* nasal furrow, *st* frontal process, *m* mouth. (Из Кёлликера.).

Это относится и к слизистой оболочке органа обоняния - носа. Однако развитие этого органа гораздо интереснее. Хотя внешне нос кажется простым и единым, на самом деле у человека и всех других гнатостомов он состоит из двух полностью разделенных половин - правой и левой. Они разделены вертикальной перегородкой, так что правая ноздря ведет только в правую полость, а левая - в левую. Они открываются внутрь (и отдельно) задними носовыми отверстиями в глотку, так что через носовые ходы мы можем попасть прямо в пищевод, не касаясь рта. Именно так обычно проходит воздух при дыхании; при закрытом рте он попадает через нос в глотку, а через гортань и бронхиальные трубки - в легкие. Носовая полость отделена от ротовой горизонтальным костным нёбом, к которому сзади (как зависимый процесс) прикреплено мягкое нёбо с язычком. В верхней и задней частях носовых полостей обонятельный нерв, первая пара черепно-мозговых нервов, расширяется в слизистой оболочке, покрывающей их. Конечные ветви его распространяются частично по перегородке, частично по боковым стенкам внутренних полостей, к которым прикреплены турбинные кости. У многих высших млекопитающих эти кости развиты гораздо сильнее, чем у человека, но у всех млекопитающих их три. Ощущение запаха возникает при прохождении потока воздуха, содержащего пахучие вещества, через слизистую оболочку полостей и стимулировании обонятельных клеток нервных окончаний.

Человек обладает всеми признаками, которые отличают орган обоняния млекопитающих от органов обоняния низших позвоночных. Во всех существенных моментах человеческий нос полностью напоминает нос катаральных обезьян, некоторые из которых имеют вполне человеческий внешний нос (сравните лицо длинноносых обезьян). Однако первое строение обонятельного органа у человеческого эмбриона не дает никаких указаний на будущие обширные пропорции нашего катарального носа. Он имеет ту форму, в которой мы постоянно находим его у рыб - пара простых углублений в коже на внешней поверхности головы. Эти слепые обонятельные ямки мы находим у всех рыб; иногда они располагаются около глаз, иногда более выдвинуты вперед на острие морды, иногда ниже, около рта (рис. 249).

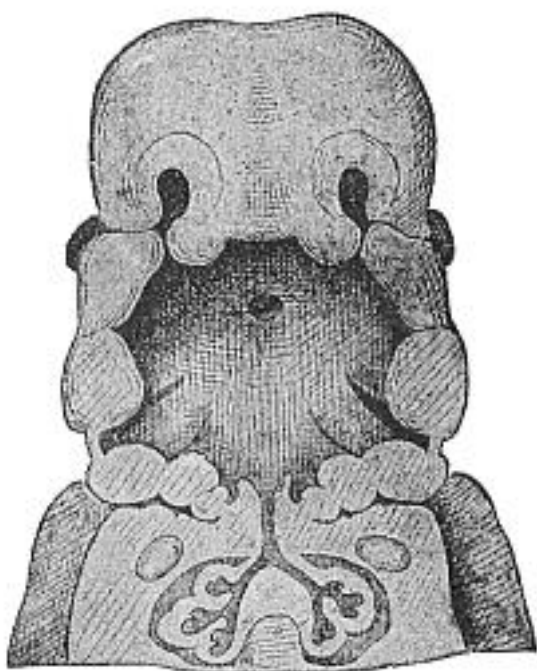


Рис. 311 - Фронтальный **разрез рта и глотки человеческого эмбриона**, шея длиной полдюйма. "Изобретено *Вильгельмом Хисом*. Вертикальный разрез (во фронтальной плоскости, слева направо) построен так, что в верхней трети фигуры мы видим носовые ямки, а по бокам - глаза: в средней трети - примитивный пищевод с жаберными щелями (жаберные дуги в разрезе); в нижней трети - грудную полость с бронхиальными трубками и зачаточными легкими.

Эта первая рудиментарная структура двойного носа одинакова у всех Gnathostomes; она не имеет связи с примитивным ртом. Но даже у части рыб такая связь начинает проявляться: борозда на поверхности кожи проходит от каждой стороны носовой ямки до ближайшего угла рта. Эта борозда, носовая борозда или бороздка (рис. 305 *r*), очень важна. У многих акул, например у *сциллиумов*, над бороздой образуется особый отросток кожи лобной кости - носовая складка или внутренний носовой отросток (*n, n'*). В противоположность этому внешний край борозды поднимается в "наружном носовом отростке". Когда эти два отростка встречаются и сливаются над носовой бороздкой у Dipneusts и Amphibia, она превращается в канал, носовой канал. Отныне мы можем проникать из наружных ямок через носовые каналы прямо в рот, который сформировался совершенно независимо. У Dipneusts и низших Amphibia внутреннее отверстие носовых каналов находится впереди (за губами), у высших Amphibia - прямо позади. Наконец, у трех высших классов позвоночных первичная ротовая полость разделена горизонтальной нёбной крышей на две отдельные полости - верхнюю (вторичную) носовую и нижнюю (вторичную) ротовую. Носовая полость, в свою очередь, разделена вертикальной перегородкой на две половины - правую и левую.

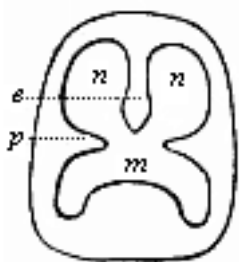


Рис. 312 - Диаграммный **разрез ротово-носовой полости**. В то время как нёбные пластинки (*p*) делят первоначальную ротовую полость на нижнюю вторичную (*m*) и верхнюю носовую полости, последняя, в свою очередь, разделена вертикальной перегородкой (*e*) на две половины (*n, n*). (Из *Гегенбаура*.)

Сравнительная анатомия показывает нам сегодня в ряду двуногих позвоночных, от рыб до человека, все различные стадии развития носа, которые передовой обонятельный орган высших млекопитающих проходил в различные периоды своего филогенеза. Впервые он появляется у зародыша человека и высших позвоночных, у которых двойной рыбий нос сохраняется на протяжении всей жизни. На ранней стадии, еще до появления характерного человеческого лица, в голове над первоначальной ротовой полостью образуется пара небольших ямок, впервые обнаруженных Баером и справедливо названных "обонятельными ямками" (рис. 306 *n*, 307 *n*). Эти примитивные носовые ямы совершенно отделены от рудиментарного рта, который также возникает как ямоподобное углубление в коже, перед слепым передним концом кишки. Как пара носовых ямок, так и одиночная ротовая ямка (рис. 310 *m*) покрыты роговой пластинкой. Однако первоначальное отделение первых от вторых в настоящее время упразднено: над ротовой ямкой образуется отросток - "лобный отросток" (рис. 309 *st*). Его наружный край поднимается вправо и влево в виде двух боковых отростков; это внутренние носовые отростки или складки (*in*). Напротив них между глазом и носовой

ямкой по обе стороны образуется параллельный гребень - это наружные носовые отростки (*an*). Таким образом, между внутренними и наружными носовыми отростками с обеих сторон образуется углубление, напоминающее желобок, который ведет от носовой ямки к ротовому отверстию (*m*); этот желобок, как догадывается читатель, является той самой носовой бороздой или бороздкой, которую мы уже видели у акулы (рис. 305 *г*). Когда параллельные края внутреннего и наружного носовых отростков изгибаются друг к другу и соединяются над носовой бороздкой, она превращается в трубку - примитивный носовой канал. Таким образом, нос человека и всех других амниот на этой эмбриональной стадии состоит из пары узких трубок - носовых каналов, которые ведут от наружной поверхности лба в зачаточный рот. Это переходное состояние напоминает то, в котором нос постоянно находится у двустворчатых моллюсков и амфибий.

Конусообразная структура, которая растет снизу к нижним концам двух носовых отростков и соединяется с ними, играет важную роль в превращении открытого носового желобка в закрытый канал. Это верхнечелюстной отросток (рис. 306-310 *о*). Ниже ротовой ямки находятся жаберные дуги, которые разделены жаберными щелями. Первая из этих жаберных дуг, наиболее важная для нашей цели, которую мы можем назвать верхнечелюстной дугой, образует скелет челюстей. Выше у основания из этой первой жаберной дуги вырастает небольшой отросток - верхнечелюстной отросток. На одной из внутренних сторон первой жаберной дуги развивается хрящ - "хрящ Меккеля" (названный так в честь его первооткрывателя), на наружной поверхности которого формируется нижняя челюсть (рис. 306-310 *и*). Верхнечелюстной отросток образует основную часть скелета этой челюсти, нёбную кость и птеригоидную кость. На его наружной стороне затем формируется верхнечелюстная кость в более узком смысле, а средняя часть скелета верхней челюсти, межчелюстная, развивается из передней части лобного отростка.

Эти два верхнечелюстных отростка имеют большое значение в дальнейшем развитии лица. Из них формируется, вращая в примитивную ротовую полость, важная горизонтальная перегородка (нёбо), которая делит ее на две отдельные полости. Верхняя полость, в которую открываются носовые каналы, теперь превращается в носовую полость, воздухоносные пути и орган обоняния. Нижняя полость образует постоянный вторичный рот (рис. 312 *м*), пищевой тракт и орган вкуса. И верхняя, и нижняя полости открываются кзади в пищевод (глотку). Разделяющее их твердое нёбо образовано соединением двух боковых половин - горизонтальных пластинок двух верхнечелюстных отростков, или нёбных пластинок (*p*). Когда они иногда не полностью соединяются посередине, остается продольная расщелина, через которую мы можем проникнуть изо рта прямо в носовую полость. Этот порок известен как "волчье горло". "Заячья губа" - это меньшая форма того же дефекта. Одновременно с горизонтальной перегородкой твердого нёба образуется вертикальная перегородка, с помощью которой единая носовая полость делится на две части - правую и левую половину (рис. 312 *н, н*).



Fig. 313

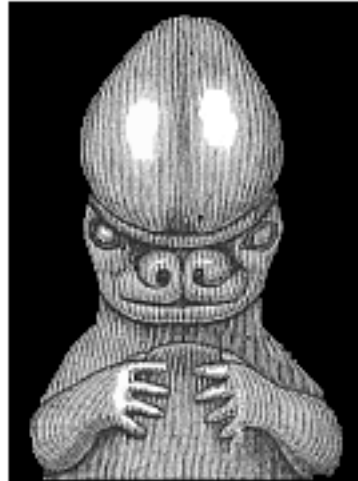


Fig. 314

Рис. 313 и 314 - верхняя **часть тела эмбриона человека** длиной две трети дюйма на шестой неделе; рис. 313 слева, рис. 314 спереди. Хорошо видно происхождение носа и верхней губы из двух боковых и первоначально разделенных половин. Нос и верхняя губа велики по отношению к остальным частям лица, особенно к нижней губе (из *Колманна*).

Двойной нос теперь приобрел характерную форму, которую человек разделяет с другими млекопитающими. Его дальнейшее развитие легко проследить; оно заключается в формировании внутренних и внешних отростков стенок двух полостей. Наружный нос формируется лишь спустя долгое время после образования всех этих основных частей внутреннего органа обоняния. Первые следы его у человеческого зародыша обнаруживаются примерно в середине второго месяца (рис. 313-316). Как можно видеть у любого человеческого эмбриона в течение первого месяца, сначала нет никаких следов наружного носа. Он развивается только впоследствии из передней носовой части примитивного черепа, растущей вперед сзади. Характерный человеческий нос формируется очень поздно. Временами на этот орган делают большой упор как на исключительную привилегию человека. Но есть обезьяны, у которых нос похож на человеческий, например длинноносая обезьяна.

Эволюция глаза не менее интересна и поучительна, чем эволюция носа. Хотя этот благороднейший из органов чувств является одним из самых сложных и целеустремленных из-за своего оптического совершенства и замечательной структуры, он, тем не менее, развивается без предварительного замысла, из простого процесса наружного зародышевого слоя. Полностью сформированный человеческий глаз представляет собой круглую капсулу - глазное яблоко (рис. 317). Она находится в костной полости черепа, окруженная защитной жировой клетчаткой и двигательными мышцами. Большую часть ее занимает полужидкое, прозрачное студенистое вещество - *стекловидное тело (corpus vitreum)*. На передней поверхности шара расположен хрусталик (рис. 317 l). Он представляет собой линзовидное, двояковыпуклое, прозрачное тело, важнейшую из преломляющих сред глаза. К этой группе, помимо стекловидного тела и хрусталика, относится водянистая жидкость (*humor aqueus*), находящаяся перед хрусталиком (у буквы *m* на рис. 317). Эти три прозрачные преломляющие среды, с помощью которых лучи света, попадающие в глаз, разделяются и фокусируются, заключены в твердую круглую капсулу, состоящую из нескольких различных оболочек, похожих на концентрические слои лука. Самая внешняя и

толстая из этих оболочек - белая склеротическая оболочка глаза. Она состоит из жесткой белой соединительной ткани. Перед хрусталиком в склеротическую оболочку вмонтирована круглая, сильно изогнутая, прозрачная пластинка, похожая на стекло часов, - *роговица (b)*. Снаружи роговица покрыта очень тонким слоем эпидермиса, который называется *конъюнктивой*. Она идет от роговицы по внутренней поверхности век - верхней и нижней складкам, которые мы натягиваем на глаз, закрывая его. У внутреннего угла глаза находится рудиментарный орган в виде реликта третьего (внутреннего) века, который сильно развит, как "никтирующая (моргающая) мембрана", у низших позвоночных (стр. 5). Под верхним веком находятся слезные железы, продукция которых, слезная жидкость, поддерживает внешнюю поверхность глаза гладкой и чистой.

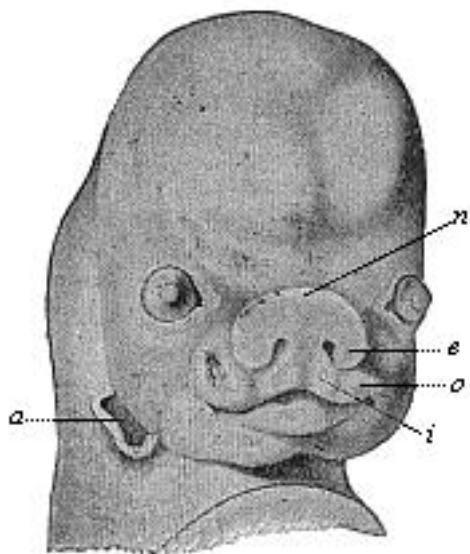


Рис. 315-Лицо **человеческого эмбриона** в возрасте семи недель (по Колльману).

Соединение носовых отростков (*e* наружный, *i* внутренний) с верхнечелюстным отростком (*o*), носовая стенка, ушное отверстие.

Непосредственно под склероцием находится очень тонкая, темно-красная мембрана, богатая кровеносными сосудами - *хориоидная оболочка*, а внутри нее - сетчатка (*o*), расширение зрительного нерва (*i*). Последний является вторым мозговым нервом. Он идет от таламуса зрительного нерва (второго мозгового пузырька) к глазу, проникает в его наружные оболочки, а затем расстилается, как сеть, между хориоидом и стекловидным телом. Между сетчаткой и хориоидом находится очень тонкая мембрана, которую обычно (но ошибочно) ассоциируют с последним. Это черная пигментная мембрана (*h*). Она состоит из одного слоя изящных, шестиугольных, регулярно соединенных клеток, наполненных гранулами черного красящего вещества. Эта пигментная мембрана покрывает не только внутреннюю поверхность собственно хориоида, но и заднюю поверхность его переднего мышечного продолжения, которое в виде круговой мембраны покрывает край хрусталика спереди и задерживает лучи света по бокам. Это хорошо известная *радужная оболочка* глаза (*h*), окрашенная у разных людей по-разному (голубая, серая, коричневая и т. д.); она образует переднюю границу хориоида. Круглое отверстие, которое остается посередине, - *это зрачок*, через который в глаз проникают лучи света. В том месте, где радужная оболочка выходит за переднюю границу собственно хориоида, последний очень толстый и образует нежный венец складок (*g*), который окружает край хрусталика примерно семьдесятю большими и множеством меньших лучей (*corona ciliaris*).



Рис. 316 - Лицо **человеческого эмбриона** в возрасте восьми недель (из Эккера).

На очень ранней стадии из передней части первого мозгового пузырька у зародыша человека и других черепов развивается пара грушевидных пузырьков (рис. 155 а, 297 аи). Эти выросты являются первичными зрительными пузырьками. Сначала они направлены наружу и вперед, но затем растут вниз, так что после полного разделения пяти мозговых пузырьков они лежат у основания промежуточного мозга. Внутренние полости этих грушевидных пузырьков, которые вскоре достигают значительных размеров, открыто соединены с желудочком промежуточного мозга своими полыми ножками. Снаружи они покрыты эпидермисом.

В том месте, где он непосредственно соприкасается с наиболее изогнутой частью первичного зрительного пузырька, имеется утолщение (*l*), а также углубление (*o*) роговой пластинки (рис. 318, *l*). Эта ямка, которую мы можем назвать хрусталиковой ямкой, превращается в закрытый мешок - толстостенную хрусталиковую везикулу (2, *l*), толстые края которой соединяются над ней. Точно так же, как медуллярная трубка отделяется от наружного зародышевого слоя, мы видим, что этот хрусталиковый мешок полностью отделяется от роговой пластинки (*h*), своего источника происхождения. После этого пустота мешочка заполняется клетками его толстых стенок, и таким образом мы получаем твердый хрусталик. Таким образом, это чисто эпидермическая структура. Вместе с хрусталиком от кожи отделяется и небольшой участок кортиева пластинки.

Когда хрусталик отделяется от роговой пластинки и растет внутрь, он обязательно впадает в прилежащий первичный зрительный пузырек (рис. 318, 1-3). Это происходит точно так же, как инвагинация бластулы, которая дает начало гастрале у амфиокса (рис. 38 C-F). В обоих случаях углубление закрытого пузырька с одной стороны заходит так далеко, что в конце концов внутренняя, сложенная часть соприкасается с внешней, не сложенной частью, и полость исчезает. Как в гастрале первая часть превращается в энтодерму, а вторая - в эктодерму, так и при инвагинации первичного зрительного пузырька сетчатка (*r*) формируется из первой (внутренней) части, а черная пигментная мембрана (*u*) - из последней (наружной, неинвагинированной) части. Полая ножка первичного зрительного пузырька превращается в зрительный нерв. Хрусталик (*l*), играющий столь важную роль в этом процессе, сначала лежит непосредственно на инвагинированной части, или сетчатке (*r*). Но вскоре они разделяются, и между ними вырастает новая структура - стекловидное тело (*gl*). Пока хрусталиковый мешок отделяется и вызывает инвагинацию первичного зрительного пузырька, снизу происходит другая инвагинация, которая исходит из поверхностной части кожно-волокнутого слоя - кориума головы. Позади и под хрусталиком из кутикулярной пластинки поднимается последний отросток (рис. 319 г), вдавливая снизу чашеобразный зрительный пузырек и вдавливаясь между хрусталиком (*l*) и сетчаткой (*i*). Таким образом, зрительный пузырек приобретает форму капюшона.

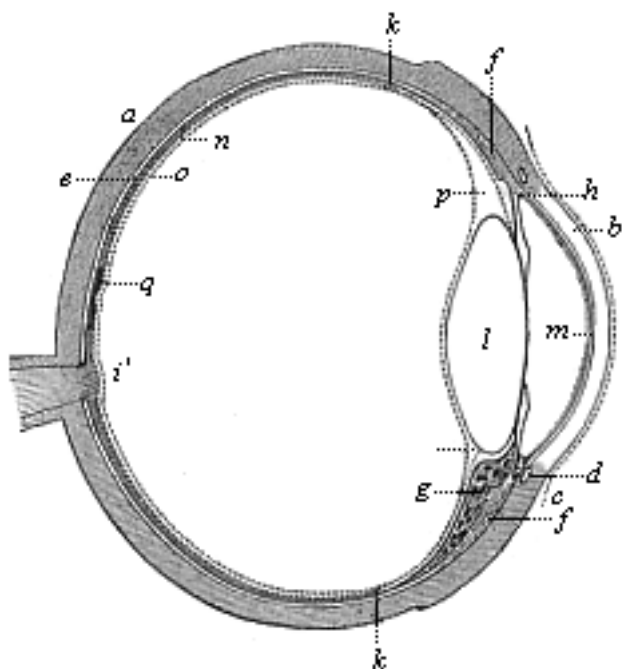


Рис. 317 **Человеческий глаз в разрезе.** *a* склеротическая оболочка, *b* роговица, *c* конъюнктивa, *d* круговые вены радужки, *e* хороидная оболочка, *f* цилиарная мышца, *g* согопа ciliaris, *h* радужка, *i* зрительный нерв, *k* передняя граница сетчатки, *l* хрусталик, *m* внутренняя оболочка роговицы (водяная оболочка), *n* пигментная мембрана, *o* сетчатка, *p* канал Пти, *q* желтое пятно сетчатки. (Из Гельмгольца.)

Наконец, вокруг вторичного зрительного пузырька и его ствола (вторичного зрительного нерва) образуется полная фиброзная оболочка - фиброзная капсула глазного яблока. Она берет начало из той части головных пластинок, которая непосредственно окружает глаз. Эта фиброзная оболочка имеет форму замкнутого круглого пузырька, окружающего весь шар и вдающегося между хрусталиком и роговой пластинкой с его наружной стороны. Круглая стенка капсулы вскоре разделяется на две различные мембраны путем поверхностного расщепления. Внутренняя мембрана становится хороидом или сосудистой оболочкой, а впереди - цилиарной короной и радужной оболочкой. Наружная мембрана превращается в белую защитную или склеротическую оболочку, а перед ней - в прозрачную роговицу. Теперь глаз сформирован во всех своих основных частях. Дальнейшее развитие - сложная дифференциация и состав различных частей - является вопросом детализации.

Главным моментом в этой удивительной эволюции глаза является то обстоятельство, что зрительный нерв, сетчатка и пигментная мембрана действительно происходят из части мозга - из выроста промежуточного мозга, в то время как хрусталик, главное преломляющее тело, развивается из наружной кожи. Из кожи - роговой пластинки - также возникает нежная конъюнктивa, которая впоследствии покрывает внешнюю поверхность глазного яблока. От конъюнктивы отходят разветвленные выросты - лакримальные железы (рис. 286). Все эти важные части глаза являются продуктами наружного зародышевого слоя. Остальные части - стекловидное тело (с сосудистой капсулой хрусталика), хороид (с радужной оболочкой) и склерот (с роговицей) - образуются из среднего зародышевого слоя.

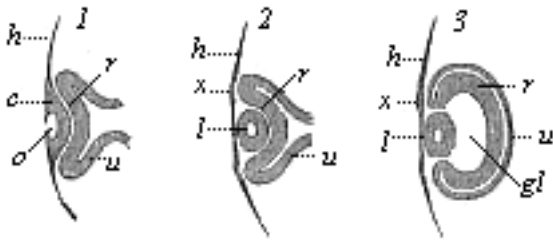


Рис. 318 Глаз **эмбриона цыпленка** в продольном разрезе (1. от эмбриона в возрасте 65 часов; 2. от эмбриона несколько большего возраста; 3. от эмбриона в возрасте 4 дней). *h* роговая пластинка, *o* ямка хрусталика, *l* хрусталик (в 1. еще часть эпидермиса, во 2. и 3. отделен от него), *x* утолщение роговой пластинки в месте, где хрусталик отделился, *gl* стекловидное тело, *r* сетчатка, *u* пигментная мембрана. (Из Ремака.)

Наружная защита глаза, веки, - это всего лишь складки кожи, которые формируются на третьем месяце эмбриональной жизни человека. На четвертом месяце верхнее веко достигает нижнего, и глаз остается прикрытым ими до рождения. Как правило, они широко открываются незадолго до рождения (иногда только после рождения). У наших предков-краниотов было третье веко - никтирующая мембрана, которая надвигалась на глаз со стороны его внутреннего угла. Она до сих пор встречается у многих селяхий и амниот. У обезьян и человека она деградировала, и сейчас существует лишь небольшой ее реликт у внутреннего угла глаза - полулунная складка, бесполезный рудиментарный орган (см. с. 32). У обезьян и человека исчезла также хардеровская железа, открывавшаяся под слизистой оболочкой глаза; мы находим ее у остальных млекопитающих, а также у птиц, рептилий и амфибий.

Своеобразное эмбриональное развитие глаза позвоночных не позволяет нам сделать какие-либо определенные выводы относительно его неясной филогении; очевидно, что она в значительной степени кеногенетична или затушевана редукцией и урезанием его первоначальных черт. Вполне вероятно, что многие из ранних стадий филогенеза исчезли, не оставив следов. Можно лишь с уверенностью сказать, что своеобразный онтогенез сложного зрительного аппарата у человека протекает по тем же законам, что и у всех остальных позвоночных. Их глаз - это часть переднего мозга, которая выросла вперед к коже, а не первоначальный кожный орган чувств, как у беспозвоночных.

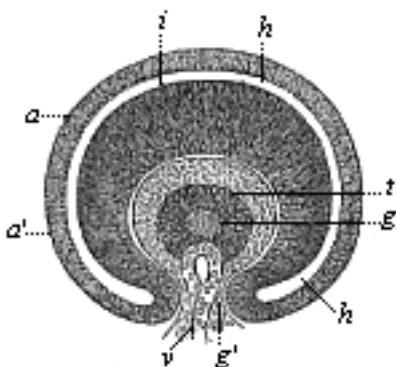


Рис. 319 - Горизонтальный **поперечный разрез глаза эмбриона человека** в возрасте четырех недель (из Кёлликера.) *t* хрусталик (темная стенка которого имеет толщину, равную диаметру центральной полости), *g* стекловидное тело (соединено ножкой *g* с кориумом), *v* сосудистая петля (прижимается к хрусталику внутри стекловидного тела с помощью этой

ножки *g*), *i* сетчатка (внутренний толстый инвагинированный слой первичного зрительного пузырька), *a* пигментная мембрана (наружный тонкий неинвагинированный слой), *h* пространство между сетчаткой и пигментной мембраной (остаток полости первичного зрительного пузырька).

Ухо позвоночных во многих важных отношениях напоминает глаз и нос, но отличается от них в развитии. Аускультативный орган полностью развитого человека в основных чертах похож на органы других млекопитающих, особенно приматов. Как и у них, он состоит из двух основных частей - аппарата для проведения звука (наружное и среднее ухо) и аппарата для восприятия звука (внутреннее ухо). Наружное ухо открывается в раковине на боку головы (рис. 320 *a*). Из него в голову ведет наружный проход (*b*) длиной около дюйма. Внутренний конец его закрыт барабанной перепонкой - вертикальной, но не совсем вертикальной тонкой мембраной овальной формы (*c*). Тимпанум отделяет наружный проход от барабанной полости (*d*). Это небольшая полость, заполненная воздухом, в височной кости; она соединена со ртом специальной трубкой. Эта трубка довольно длинная, но гораздо более узкая, чем наружный проход, ведет внутрь по косой от передней стенки барабанной полости и открывается в горле ниже, за носовыми отверстиями. Она называется Евстахиевой трубой (*e*); она служит для выравнивания давления воздуха внутри барабанной полости и внешней атмосферы, поступающей через наружный проход. И Евстахиева труба, и барабанная полость выстланы тонкой слизистой оболочкой, которая является прямым продолжением слизистой оболочки глотки. Внутри барабанной полости находятся три небольшие кости, которые известны (по их форме) как молоточек, наковальня и стремя (рис. 320, *f, g, h*). Молоточек (*f*) находится снаружи, рядом с барабанной перепонкой. Наковальня (*g*) располагается между двумя другими, над молоточком и внутри него. Стремечко (*h*) лежит внутри наковальни и своим основанием касается наружной стенки внутреннего уха, или слухового пузырька. Все эти части наружного и среднего уха относятся к аппарату для проведения звука. Их главная задача - проводить звуковые волны через толстую стенку головы к расположенному внутри слуховому пузырьку. Они совсем не встречаются у рыб. У них звуковые волны передаются непосредственно через стенку головы к аускультативному пузырьку.

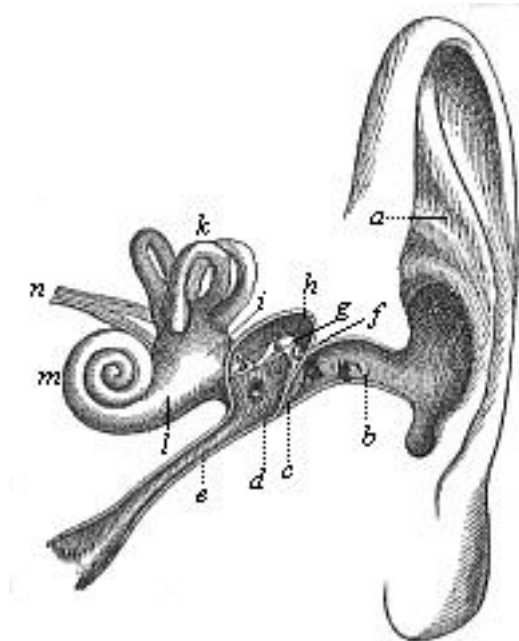


Рис. 320. **Ухо человека** (левое ухо, вид спереди), *a* раковина уха, *b* наружный проход, *c* барабанная перепонка, *d* барабанная полость, *e* Евстахиева труба, *f*, *g*, *h* три кости уха (*f* молоточек, *g* наковальня, *h* стремя), *i* утрикула, *k* три полукружных канала, *l* мешочек, *m* улитка, *n* аускультативный нерв.



Рис. 321 - **Костный лабиринт человеческого уха** (левая сторона). *a* вестибулум, *b* улитка, *c* верхний канал, *d* задний канал, *e* наружный канал, *f* овальная фенестра, *g* круглая фенестра. (Из Мейера.)

Внутренний аппарат для восприятия звука, принимающий звуковые волны от проводящего аппарата, состоит у человека и всех других млекопитающих из закрытого слухового пузырька, заполненного жидкостью, и слухового нерва, концы которого расширяются над стенкой этого пузырька. Колебания звуковых волн передаются по этим средам к нервным окончаниям. В лабиринтной воде, заполняющей слуховой пузырек, в местах вхождения слуховых нервов находятся небольшие камни, состоящие из групп микроскопических известковых кристаллов (отолитов). Аускультативный орган большинства беспозвоночных имеет практически такой же состав. Обычно он состоит из закрытого пузырька, заполненного жидкостью и содержащего отолиты, на стенке которого расширяется акустический нерв. Но если у беспозвоночных слуховой пузырек обычно имеет простую круглую или овальную форму, то у позвоночных он имеет особое и любопытное строение - лабиринт. Этот тонкий мембранозный лабиринт заключен в костную капсулу такой же формы - костный лабиринт (рис. 321), который находится в середине черепной кости. У всех гнатостомов лабиринт разделен на два везикула. Большой из них называется *утрикулус* и имеет три дугообразных придатка, называемых "полукружными каналами" (*c*, *d*, *e*). Меньшая везикула называется *саккулус* и связана со своеобразным придатком, имеющим (у человека и высших млекопитающих) спиральную форму, напоминающую раковину улитки, и поэтому называемым *улиткой* (= улитка, *b*). На тонкой стенке этого нежного лабиринта самым замысловатым образом располагается акустический нерв, идущий от продолговатого мозга. Он делится на две основные ветви - кохлеарный нерв (для улитки) и вестибулярный нерв (для остальной части лабиринта). Первый, по-видимому, имеет большее отношение к качеству, а второй - к количеству акустических ощущений. Через улитковые нервы мы узнаем высоту и тембр, через вестибулярные нервы - интенсивность тонов.

Первая структура этого очень сложного органа у эмбриона человека и всех других краниотов очень проста; она представляет собой ямкообразное углубление в коже. На задней части головы с обеих сторон, около заднего мозга, на верхнем конце второй жаберной щели образуется небольшое утолщение роговой пластинки (рис. 322 *A fl*). Оно погружается в своеобразную ямку и отделяется от эпидермиса, как это делает хрусталик глаза. Таким образом, с каждой стороны, прямо под роговой пластинкой задней части головы, образуется небольшой пузырек, наполненный жидкостью, - примитивный аускультативный пузырек, или первичный лабиринт. По мере того как он отделяется от своего источника, роговой пластинки, и вдавливаются внутрь и назад в череп, он превращается из круглого в грушевидный (рис. 322 *B lv*, 323 *o*). Наружная часть его удлиняется, превращаясь в тонкую ножку, которая вначале еще открывается наружу узким каналом. Это и есть лабиринтный придаток (рис. 322 *lr*). У низших позвоночных он превращается в особую полость,

заполненную известковыми кристаллами, которая остается постоянно открытой у некоторых примитивных рыб и открывается наружу в верхней части черепа. Но у млекопитающих лабиринтный придаток вырождается. У них он представляет лишь филогенетический интерес как рудиментарный орган, не имеющий реального физиологического значения. Беспольный остаток его проходит через стенку черепной кости в виде узкого канала и называется вестибулярным акведуком.

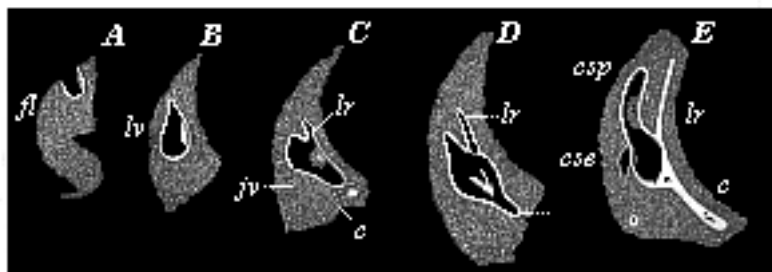


Рис. 322-Развитие **аускультативного лабиринта** цыпленка, пять последовательных стадий (A-E). (Вертикальные поперечные срезы черепа.) *fl* аускультативные ямки, *lv* аускультативные везикулы, *lr* лабиринтный придаток, *c* рудиментарная улитка, *csp* задний канал, *cse* наружный канал, *jv* яремная вена. (Из Рейсснера.)

Только внутренняя и нижняя луковичная часть отделенного аускультативного пузырька развивается в очень сложную и дифференцированную структуру, которая впоследствии будет известна как вторичный лабиринт. Этот пузырек уже на ранней стадии делится на верхнюю, большую, и нижнюю, меньшую части. Из первой мы получаем *утрикулус* с полукружными каналами, из другой - *саккулус* и улитку (рис. 320 с). Каналы образованы в виде простых мешочковидных выворотов утрикула (*cse* и *csp*). Их края соединяются в средней части каждой складки и отделяются от утрикула, а два конца остаются в открытом соединении с его полостью. Все гнатостомы имеют три канала, как и человек, в то время как среди циклостомов миноги имеют только два, а миксины - только один. Очень сложная структура улитки, один из самых сложных и удивительных результатов адаптации в организме млекопитающих, первоначально развивалась очень просто, как колбообразный выступ из саккулуса. Как отмечают Хассе и Ретциус, мы находим последовательные онтогенетические стадии ее роста, постоянно представленные в ряду высших позвоночных. Улитка отсутствует даже у однопроходных, а у остальных млекопитающих и человека она ограничена.

Слуховой нерв, или восьмой мозговой нерв, расширяется одной ветвью в улитке, а другой - в остальных частях лабиринта. Этот нерв, как показал Гегенбаур, является сенсорной дорсальной ветвью спинномозгового нерва, моторная вентральная ветвь которого действует на мышцы лица (*nervus facialis*). Таким образом, филогенетически он произошел от обычного кожного нерва и имеет совершенно иное происхождение, чем зрительный и обонятельный нервы, которые представляют собой прямые отростки мозга. В этом отношении орган слуха существенно отличается от органов зрения и обоняния. Слуховой нерв формируется из эктодермических клеток заднего мозга и развивается из нервной структуры, которая появляется на его дорсальной границе. С другой стороны, все мембранные, хрящевые и костные покровы лабиринта формируются из мезодермальных пластинок головы.

Аппарат для проведения звука, который мы находим в наружном и среднем ухе млекопитающих, развивается совершенно отдельно от аппарата для восприятия звука. Как филогенетически, так и онтогенетически он является независимым вторичным

образованием, более поздним присоединением к первичному внутреннему уху. Тем не менее, его развитие не менее интересно, и с такой же легкостью объясняется сравнительной анатомией. У всех рыб и у низших позвоночных нет специального аппарата для проведения звука, нет наружного или среднего уха; у них есть только лабиринт, внутреннее ухо, которое находится внутри черепа. У них нет барабанной перепонки и барабанной полости, а также всех ее придатков. Из многочисленных наблюдений, сделанных за последние несколько десятилетий, следует, что многие рыбы (если не все) не могут различать тона; их лабиринт, по-видимому, является главным (если не исключительным) органом для ощущения пространства (или равновесия). Если он разрушается, рыбы теряют равновесие и падают. По мнению последних физиологов, это относится и ко многим беспозвоночным (включая ближайших предков позвоночных). Круглые везикулы, которые считаются их аускультативными везикулами и содержат отолит, предположительно являются лишь органами ощущения пространства ("статические везикулы или статоцисты").

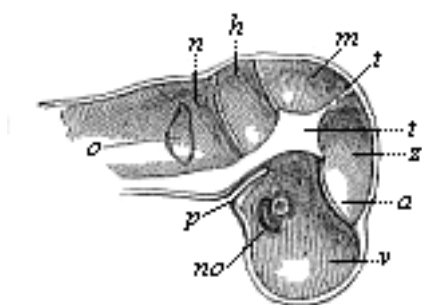


Рис. 323-Первичный **череп эмбриона человека** в возрасте четырех недель, вертикальный разрез, левая половина видна изнутри. *v, z, m, h, n* пять ям черепной полости, в которых находятся пять мозговых пузырьков (передний, промежуточный, средний, задний и задний мозг), *o* грушевидный первичный аускультативный пузырек (просвечивает), *a* глаз (просвечивает), зрительного нерва *нет*, *p* канал гипофиза, *t* центральный выступ черепа. (Из Кёлликера.)

Среднее ухо впервые появляется в классе земноводных, где мы находим барабанную перепонку, барабанную полость и евстахиеву трубу; эти животные, как и все наземные позвоночные, безусловно, обладают способностью слышать. Все эти важнейшие части среднего уха происходят из первой жаберной щели и прилегающей к ней части; у селяхий она остается на протяжении всей жизни открытым отверстием и находится между первой и второй жаберной дугой. У эмбриона высших позвоночных она закрывается в центре, образуя тем самым барабанную перепонку. Выступающий остаток первой жаберной щели является зачатком наружного меатуса. Из его внутренней части мы получаем барабанную полость, а еще дальше внутрь - евстахиеву трубу. С этим связано развитие трех костей уха млекопитающих из первых двух жаберных дуг; молоточек и наковальня образуются из первой, стремя - из верхнего конца второй жаберной дуги.

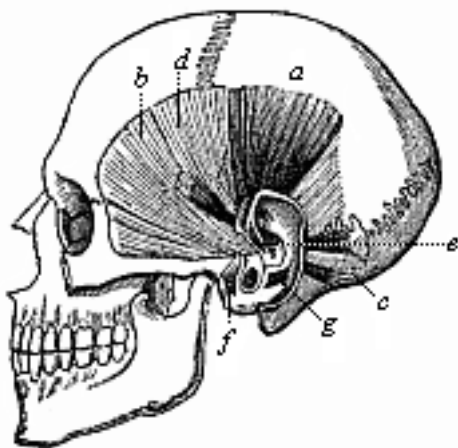


Рис. 324 - **Рудиментарные мышцы уха** в черепе человека. *a* поднимающая мышца (*M. attollens*), *b* втягивающая мышца (*M. attrahens*), *c* отводящая мышца (*M. retrahens*), *d* большая мышца спирали (*M. helcis major*), *e* малая мышца спирали (*M. helcis minor*), *f* мышца угла уха (*M. tragicus*), *g* противоуголовая мышца (*M. antitragicus*). (Из Х. Меёра.)

Наконечник, раковина (pinna или concha) и наружный меатус (проход к барабанной перепонке) наружного уха развиваются очень простым способом из кожи, которая граничит с наружным отверстием первой жаберной щели. Раковина поднимается в виде круглой складки кожи, в которой впоследствии образуются хрящи и мышцы (рис. 313, 315). Этот орган встречается только в классе млекопитающих. В самом низком отделе - монотремах - он очень рудиментарен. У остальных он находится на самых разных стадиях развития, а иногда и дегенерации. У большинства водных млекопитающих он дегенерирует. У большинства из них она полностью утрачена - например, у моржей, китов и большинства тюленей. С другой стороны, пинна хорошо развита у большинства сумчатых и плацентарных; она принимает и собирает звуковые волны и снабжена очень сложным мышечным аппаратом, с помощью которого пинна может свободно поворачиваться в любом направлении и изменять свою форму. Хорошо известно, как легко домашние животные - лошади, коровы, собаки, зайцы и т. д. - наостряют уши и двигают ими в разных направлениях. Большинство приматов делают то же самое, и наши ранние обезьяньи предки тоже умели это делать. Но наши более поздние предки-симы, которых мы объединяем с антропоидными обезьянами, отказались от использования этих мышц, и они постепенно стали рудиментарными и бесполезными. Однако мы обладаем ими до сих пор (рис. 324). На самом деле некоторые люди все еще могут немного двигать ушами вперед-назад с помощью втягивающих и отводящих мышц (*b* и *c*); с практикой эта способность может быть значительно улучшена. Но ни один человек теперь не может поднять уши с помощью мышцы, поднимающей уши (*a*), или изменить их форму с помощью маленьких внутренних мышц (*d*, *e*, *f*, *g*). Эти мышцы были очень полезны для наших предков, но не имеют никакого значения для нас. Это относится и к большинству антропоидных приматов.

С высшими антропоидными обезьянами (гориллой, шимпанзе и орангом) мы также разделяем характерную форму наружного уха человека, особенно складчатую границу, спираль и мочку. У низших приматов уши заостренные, без складчатой каймы и мочки, как у других млекопитающих. Но Дарвин показал, что в верхней части складчатой каймы у многих мужчин есть небольшой заостренный отросток, которого нет у большинства из нас. У некоторых особей этот отросток хорошо развит. Его можно объяснить только как реликт первоначальной точки уха, которая была повернута внутрь в результате изгиба края. Если мы сравним в этом отношении ушные раковины человека и различных приматов, то обнаружим,

что они представляют собой связанную серию дегенеративных структур. У общих катарриновых предков антропоидов и человека дегенерация началась со складывания пинны. Это привело к формированию ушной спирали, в которой мы находим значительный угол, представляющий собой реликт ушной раковины наших более ранних предков-симов. Таким образом, сравнительная анатомия снова позволяет нам с уверенностью проследить связь человеческого уха с аналогичным, но более развитым органом низших млекопитающих. В то же время сравнительная физиология показывает, что у последних оно было более или менее полезным орудием, но совершенно бесполезным у антропоидов и человека. Утрата пинны почти не повлияла на проведение звука. В этом также кроется объяснение необычайного разнообразия форм и размеров ушной раковины у разных людей; в этом она напоминает другие рудиментарные органы.

Глава XXVI. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНОВ ДВИЖЕНИЯ

Своеобразное строение опорно-двигательного аппарата - одна из наиболее характерных черт ствола позвоночных. Главную часть этого аппарата составляют, как и у всех высших животных, активные органы движения - мышцы; благодаря своей сократительной способности они обладают способностью удлиняться и сокращаться. Это приводит к движению различных частей тела, и таким образом все тело перемещается с места на место. Но расположение этих мышц и их связь с твердым скелетом отличаются у позвоночных от беспозвоночных.

У большинства низших животных, особенно у *Platodes* и *Vermalia*, мышцы образуют простой, тонкий слой плоти, расположенный непосредственно под кожей. Этот мышечный слой очень тесно связан с кожей; то же самое происходит и в стебле моллюсков. Даже в большом отряде членистоногих - классах крабов, пауков, мириапод и насекомых - мы находим сходную особенность, с той разницей, что в этом случае кожа образует прочную броню - жесткий кожный скелет из хитина (а часто и из карбоната извести). Эта внешняя хитиновая оболочка подвергается очень тщательному сочленению как на туловище, так и на конечностях членистоногих, и, как следствие, мышечная система, сократительные волокна которой закреплены внутри хитиновых трубок, также сильно сочленена. Позвоночные составляют прямой контраст с этим. Только у них развит твердый внутренний скелет из хрящей или костей, к которому прикреплены мышцы. Этот костный скелет представляет собой сложный рычажный аппарат, или *пассивный* аппарат движения. Его жесткие части, рычаги или кости, скрепляются активно подвижными мышцами, словно тягловыми тросами. Этот восхитительный опорно-двигательный аппарат, особенно его твердая центральная ось - позвоночный столб, - является особенностью позвоночных и дал название группе.

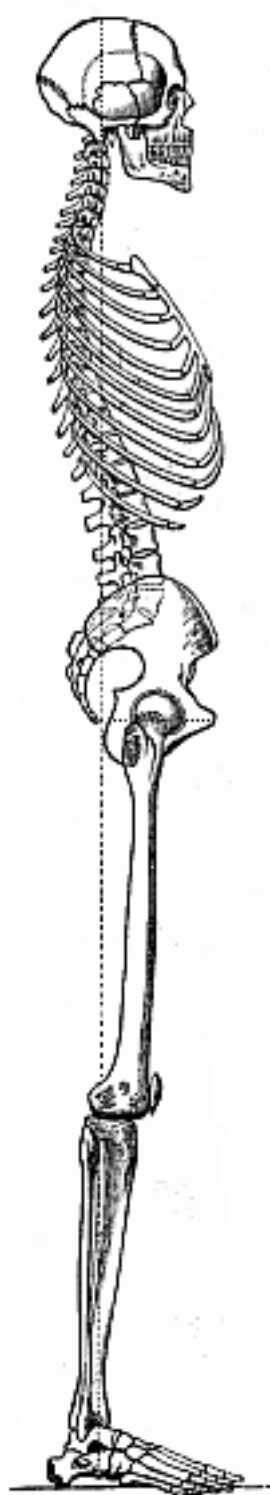


Fig. 325

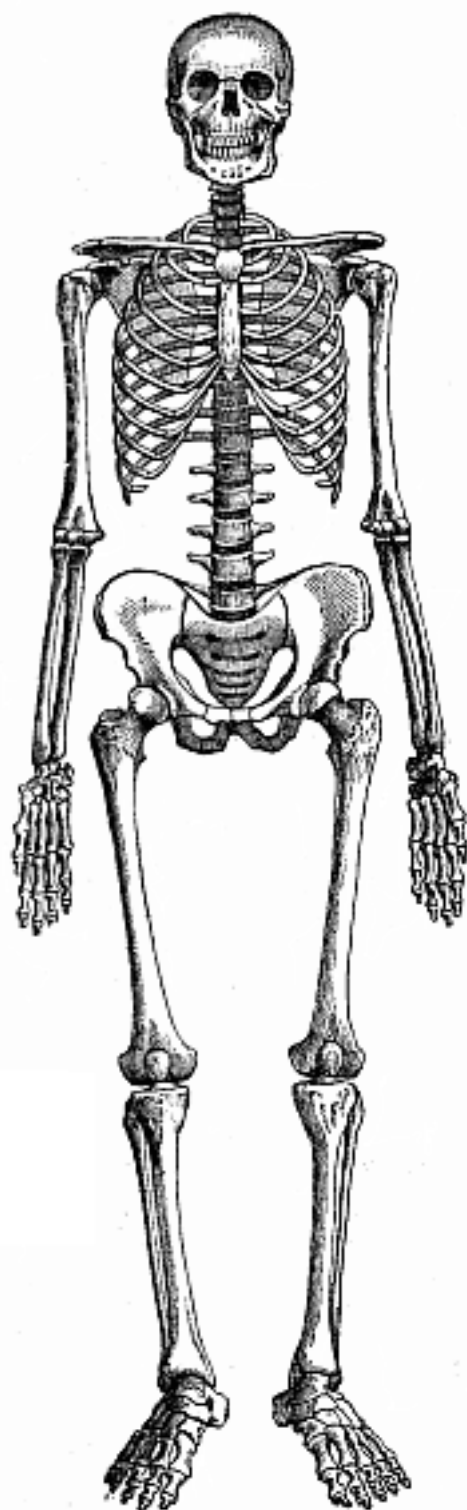


Fig. 326

Рис. 325 - **Скелет человека.** Справа.

Рис. 326 - **Скелет человека.** Спереди.



Рис. 327 **Позвоночный столб человека** (в вертикальном положении, с правой стороны). (Из Г. Мейера).

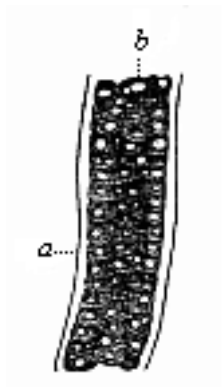


Рис. 328 - **Фрагмент осевого стержня** (*chorda dorsalis*) из эмбриона овцы. *a* кутикулярная оболочка, *b* клетки. (Из Кёлликера.)

Чтобы получить ясное представление о главных особенностях развития человеческого скелета, мы должны сначала рассмотреть его состав во взрослом состоянии (рис. 325, скелет человека справа; рис. 326, вид спереди всего скелета). Как и у других млекопитающих, сначала мы различаем осевой или спинной скелет и скелет конечностей. Осевой скелет состоит из позвоночного столба (скелет туловища) и черепа (скелет головы); последний является своеобразно измененной частью первого. В качестве придатков позвоночного столба выступают ребра, а черепа - подъязычная кость, нижняя челюсть и другие образования жаберной дуги.

Скелет конечностей состоит из двух групп частей - собственно скелета конечностей и зонального скелета, который соединяет их с позвоночным столбом. Зональный скелет рук

(или передних ног) - это плечевой пояс; зональный скелет ног (или задних ног) - это тазовый пояс.

Позвоночный столб (рис. 327) у человека состоит из тридцати трех - тридцати пяти кольцевидных костей, расположенных непрерывным рядом (друг над другом в вертикальном положении человека). Эти *позвонки* отделены друг от друга эластичными связками и в то же время соединены суставами, так что весь столб образует прочный и твердый, но гибкий и эластичный осевой скелет, свободнодвигающийся во всех направлениях. Позвонки различаются по форме и соединению в различных частях туловища, и мы выделяем следующие группы в ряду, начиная с верхней: Семь шейных позвонков, двенадцать спинных, пять поясничных, пять крестцовых и от четырех до шести хвостовых. Самые верхние, или те, что находятся рядом с черепом, - шейные позвонки (рис. 327); они имеют отверстие в каждом из боковых отростков. У человека и почти всех других млекопитающих семь таких позвонков, даже если шея длинная, как у верблюда или жирафа, или короткая, как у крота или ежа. Это постоянное число, которое имеет мало исключений (из-за адаптации), является убедительным доказательством общего происхождения млекопитающих; его можно объяснить только верной наследственностью от общей стволовой формы - примитивного млекопитающего с семью шейными позвонками. Если бы каждый вид был создан отдельно, то лучше было бы дать длинношеим млекопитающим больше, а короткошеим - меньше шейных позвонков. За ними следуют спинные (или грудные) позвонки, которых у человека и большинства других млекопитающих насчитывается от двенадцати до тринадцати (обычно двенадцать). Каждый спинной позвонок (рис. 165) имеет по бокам, соединенные суставами, пару ребер - длинных костных дуг, которые лежат в стенке грудной клетки и защищают ее. Двенадцать пар ребер вместе с соединяющими их межреберными мышцами и грудиной, которая соединяет концы правого и левого ребер спереди, образуют грудную клетку (*thorax*). В этом прочном и упругом каркасе находятся легкие, а между ними - сердце. За спинными позвонками следует короткий, но более прочный отдел позвоночного столба, состоящий из пяти крупных позвонков. Это поясничные позвонки (рис. 166); у них нет ребер и отверстий в поперечных отростках. К ним примыкает крестцовая кость, которая располагается между двумя половинами тазовой зоны. Крестец состоит из пяти позвонков, полностью слитых воедино. Наконец, в конце находится небольшой рудиментарный хвостовой столб - *копчик*. Он состоит из разного количества (обычно четырех, реже трех, пяти или шести) маленьких дегенерировавших позвонков и является бесполезным рудиментарным органом, не имеющим никакого физиологического значения. Однако с морфологической точки зрения он представляет большой интерес как неопровержимое доказательство происхождения человека и антропоидов от длиннохвостых обезьян. Никакой другой теорией мы не можем объяснить существование этого рудиментарного хвоста. На ранних стадиях развития хвост человеческого эмбриона значительно выпирает. Затем он атрофируется, но реликты атрофированных хвостовых позвонков и рудиментарных мышц, которые когда-то приводили его в движение, остаются навсегда. Иногда, правда, сохраняется и внешний хвост. Старые анатомы говорят, что хвост у человеческой женщины обычно на один позвонок длиннее, чем у мужчины (или на четыре против пяти); Штейнбах утверждает, что все наоборот.

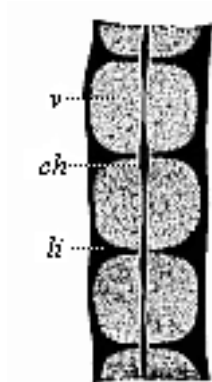


Рис. 329 - Три **спинных позвонка** человеческого эмбриона восьминедельного возраста в боковом продольном разрезе. *v* хрящевое тело позвонка, *li* межпозвоночные диски, *chorda*. (Из Кёлликера.)

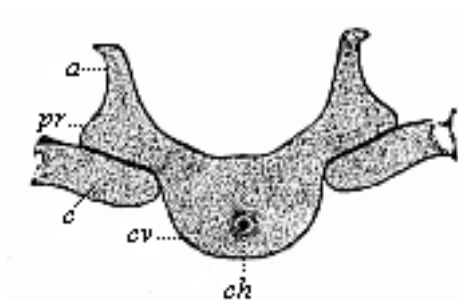


Рис. 330-А **дорсальный позвонок того же эмбриона**, в боковом поперечном разрезе. *cv* хрящевое тело позвонка, *chorda*, *pr* поперечный отросток, *a* дуга позвонка (верхняя дуга), *c* верхний конец ребра (нижняя дуга). (Из Кёлликера.)

В позвоночном столбе человека обычно насчитывается тридцать три позвонка. Интересно, однако, что это число часто меняется: один или два позвонка выпадают или появляются дополнительные. Нередко на последнем шейном или первом поясничном позвонке образуется подвижное ребро, и тогда спинных позвонков становится тринадцать, помимо шести шейных и четырех поясничных. Таким образом, смежные позвонки различных отделов позвоночного столба могут занимать места друг друга.

Чтобы понять эмбриологию позвоночного столба человека, мы должны сначала внимательно рассмотреть форму и соединение позвонков. Каждый позвонок в целом имеет форму тюленьего кольца (рис. 164-166). Более толстая часть, обращенная к вентральной стороне, называется телом позвонка и образует короткий костный диск; более тонкая часть образует полукруглую дугу - *дугу позвонка* - и обращена к спине. Дуги следующих друг за другом позвонков соединены тонкими межхрящевыми связками таким образом, что полость, которую они в совокупности окружают, представляет собой длинный канал. В этом позвоночном канале находится стволовая часть центральной нервной системы - спинной мозг. Его головная часть, головной мозг, заключена в череп, а сам череп - это лишь верхняя часть позвоночного столба, заметно видоизмененная. Основание или вентральная сторона везикулярной черепной капсулы первоначально соответствует ряду развитых тел позвонков, а ее свод или дорсальная сторона - их объединенным верхним дугам позвонков.

В то время как массивные тела позвонков представляют собой настоящую центральную ось скелета, дорсальные дуги служат для защиты центрального костного мозга, в который они заключены. Но аналогичные дуги развиваются и на вентральной стороне для защиты внутренностей в груди и животе. Эти нижние или вентральные позвоночные дуги, отходящие

от вентральной стороны тел позвонков, образуют у многих низших позвоночных канал, в котором заключены крупные кровеносные сосуды на нижней поверхности позвоночного столба (аорта и хвостовая вена). У высших позвоночных большинство этих позвоночных дуг утрачено или стало рудиментарным. Но в грудном отделе позвоночного столба они превращаются в самостоятельные мощные костные дуги - ребра (*costæ*). В действительности ребра - это просто большие и независимые нижние дуги позвонков, утратившие свою первоначальную связь с телами позвонков.

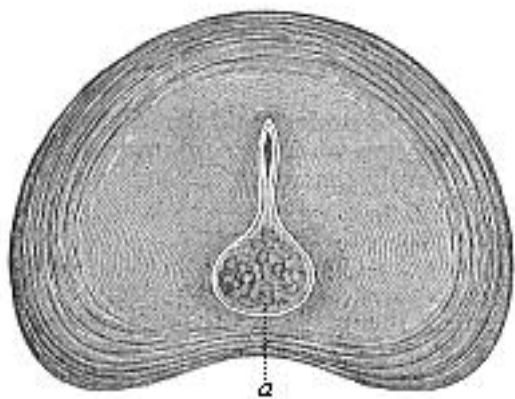


Рис. 331-Межпозвоночный **диск** новорожденного, поперечный разрез. остаток хорды. (Из Кёлликера.)

Если мы перейдем от этого анатомического обзора состава позвоночного столба к вопросу о его развитии, то я могу отослать читателя к предыдущим страницам в отношении первых и наиболее важных моментов (стр. 145-148). Следует помнить, что в человеческом зародыше и в зародышах других позвоночных мы находим вначале вместо сегментированного столба только простой нечленистый хрящевой стержень. Этот твердый, но гибкий и упругий стержень и есть осевой стержень (или *дорсальная хорда*). У самого низшего позвоночного, амфиокса, он сохраняет эту простую форму на протяжении всей жизни и постоянно представляет собой весь внутренний скелет (рис. 210 *г*). У Tunicates, также ближайших беспозвоночных родственников позвоночных, мы встречаем ту же хорду - переходящую в хвосте личинки *Ascidia*, постоянную в *Copeleda* (рис. 225 *с*). Несомненно, и Tunicates, и *Ascrania* унаследовали хорду от общей несегментированной стволовой формы; и эти древние, давно вымершие предки всех хордовых - наши гипотетические Prochordonia.

Задолго до того, как в зародыше человека или любого из высших позвоночных появятся какие-либо следы черепа, конечностей и т. д., - на ранней стадии, когда все тело представляет собой лишь подошвенный эмбриональный щит, - в средней линии щита, непосредственно под черепной бороздой, появляется простая хорда. (Ср. рис. 131-135). Она идет вдоль длинной оси тела в виде цилиндрического осевого стержня эластичного, но твердого состава, одинаково заостренного на обоих концах. В каждом случае хорда берет начало от дорсальной стенки примитивной кишки; клетки, составляющие ее (рис. 328 *б*), относятся к энтодерме (рис. 216-221). На ранней стадии хорды развивается прозрачная бесструктурная оболочка, которая выделяется из ее клеток (рис. 328 *а*). Эту *хордалемму* часто называют "внутренней оболочкой хорды" и не путают с настоящей наружной оболочкой - мезобластической перихордой.



Рис. 332 - **Череп** человека.

Но этот несегментированный первичный осевой скелет вскоре сменяется сегментированным вторичным осевым скелетом, который мы знаем как позвоночный столб. Позвоночные пластинки (рис. 124 с) образуются из самой внутренней, срединной части висцерального слоя лонного сосочка по обе стороны от хорды. Разрастаясь вокруг хорды и окружая ее, они образуют скелетную пластинку или скелетогенетический слой, то есть скелетообразующий слой клеток, который служит подвижной основой для постоянного позвоночного столба и черепа (склеробласт). В головной половине эмбриона скелетная пластинка остается непрерывным, простым, неразделенным слоем ткани, а в дальнейшем увеличивается в тонкостенную капсулу, окружающую мозг, - первобытный череп. В половине туловища позвоночная пластина делится на ряд однородных, кубических, последовательных частей, которые представляют собой несколько примитивных позвонков. Сначала они немногочисленны, но вскоре увеличиваются по мере роста зародыша (рис. 153-155).

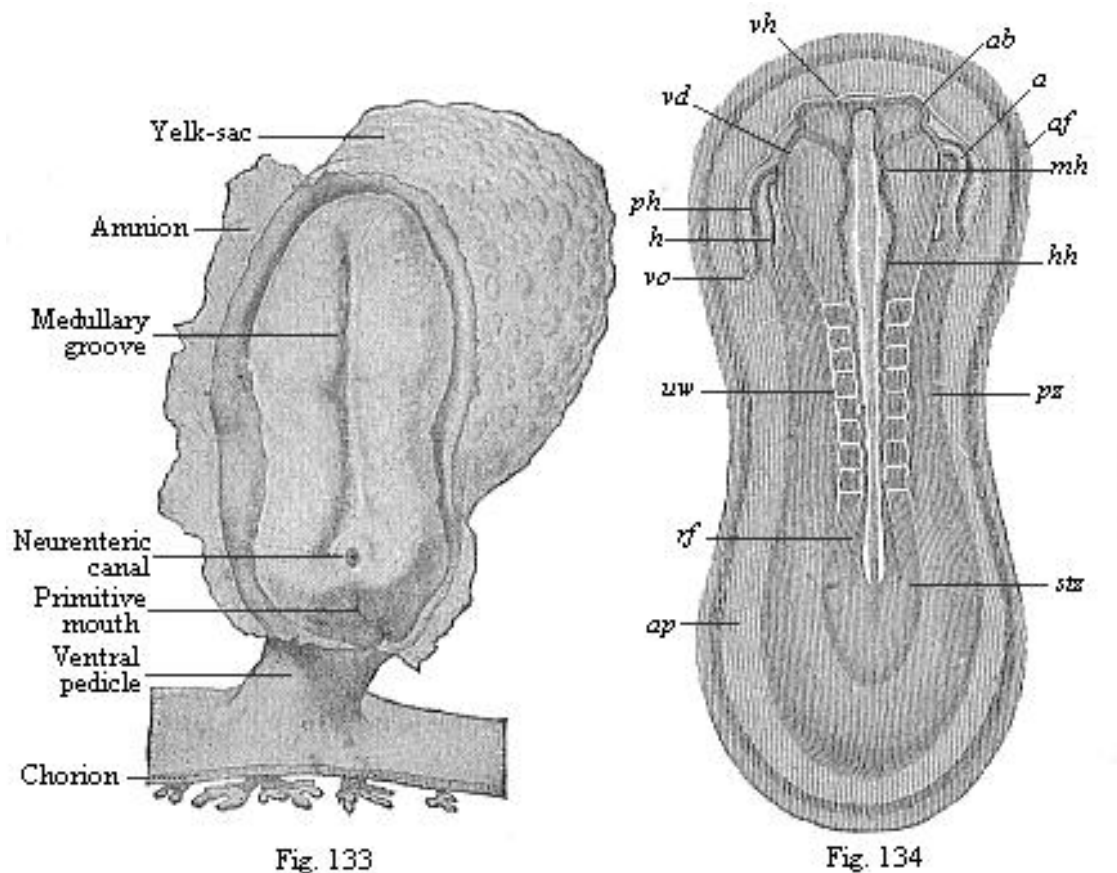


Fig. 133

Fig. 134

Рис. 333 - Череп **новорожденного ребенка**. (По Коллману). Над тремя костями свода черепа видны линии, исходящие из центральных точек окостенения; впереди - лобная кость, сзади -

затылочная кость, между ними - большая теменная кость, *p.* *s* - лобная кость, *w* - сосцевидный отросток, *f* - лепестковая кость, *t* - барабанная кость, *l* - латеральная часть, *b* - булла, *j* - скуловая кость, *a* - большое крыло клиновидной кости, *k* - родничок клиновидной кости.

У всех черепных мягкие, индифферентные клетки мезодермы, из которых первоначально состоит скелетная пластинка, впоследствии большей частью превращаются в хрящевые клетки, которые выделяют между собой твердое и эластичное межклеточное вещество и образуют хрящевую ткань. Как и большинство других частей скелета, мембранозные зачатки позвонков вскоре переходят в хрящевое состояние, а у высших позвоночных их заменяет твердая костная ткань с характерными звездчатыми клетками (рис. 6). Первичный осевой скелет остается простой хордой на протяжении всей жизни у *Acrania*, *Cyclostomes* и низших рыб. У большинства других позвоночных хорда в большей или меньшей степени замещается хрящевой тканью вторичной перихорды, которая растет вокруг нее. У низших черепных (особенно у рыб) более или менее значительная часть хорды сохраняется в теле позвонков. У млекопитающих она большей частью исчезает. К концу второго месяца у человеческого эмбриона хорда представляет собой лишь тонкую нить, проходящую через ось толстого хрящевого позвоночного столба (рис. 182, 329). В самих хрящевых телах позвонков, которые впоследствии окостеневают, тонкий остаток хорды вскоре исчезает (рис. 330 *гл*). Но в эластичных межпозвоночных дисках, которые развиваются из скелетной пластинки между каждой парой тел позвонков (рис. 329 *ли*), реликвия хорды сохраняется постоянно. У новорожденного ребенка в каждом межпозвоночном диске имеется большая грушевидная полость, заполненная студенистой массой клеток (рис. 331 *а*).

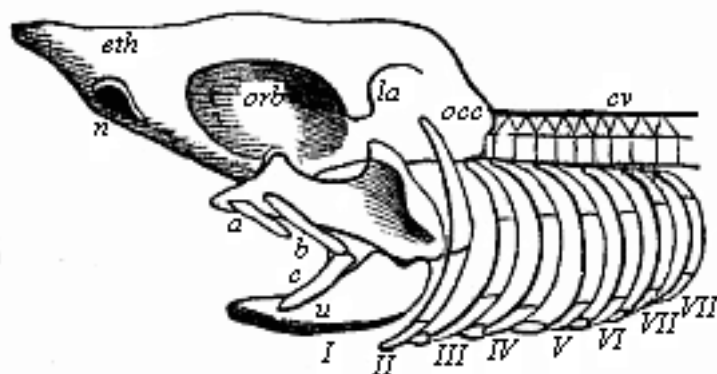


Рис. 334-Скелет головы **примитивной рыбы**. *n* носовая ямка, *eth* область кривриформной кости, *orb* глазная орбита, *la* стенка аускультативного лабиринта, *осс* затылочная область примитивного черепа, *cv* позвоночный столб, *a* передний, *bc* задний губной хрящ, *о* примитивная верхняя челюсть (*palato-quadratum*), *u* примитивная нижняя челюсть, *II* гиалоидная кость, *III-VIII* первая-шестая бранхиальные дуги. (Из *Гегенбаура*.)

Это студенистое ядро эластичных хрящевых дисков, хотя и менее резко выраженное, сохраняется на протяжении всей жизни у млекопитающих, но у птиц и большинства рептилий последние следы хорды исчезают. При последующем окостенении хрящевого позвонка первое отложение костного вещества ("первое костное ядро") происходит в теле позвонка непосредственно вокруг остатка хорды и вскоре полностью вытесняет его. Затем в каждой половине дуги позвонка образуется особое костное ядро. Окостенение достигает точки, где три ядра соединяются, только после рождения. На первом году жизни две костные половины дуг объединяются, но гораздо позже - со второго по восьмой год жизни - они соединяются с костными телами позвонков.

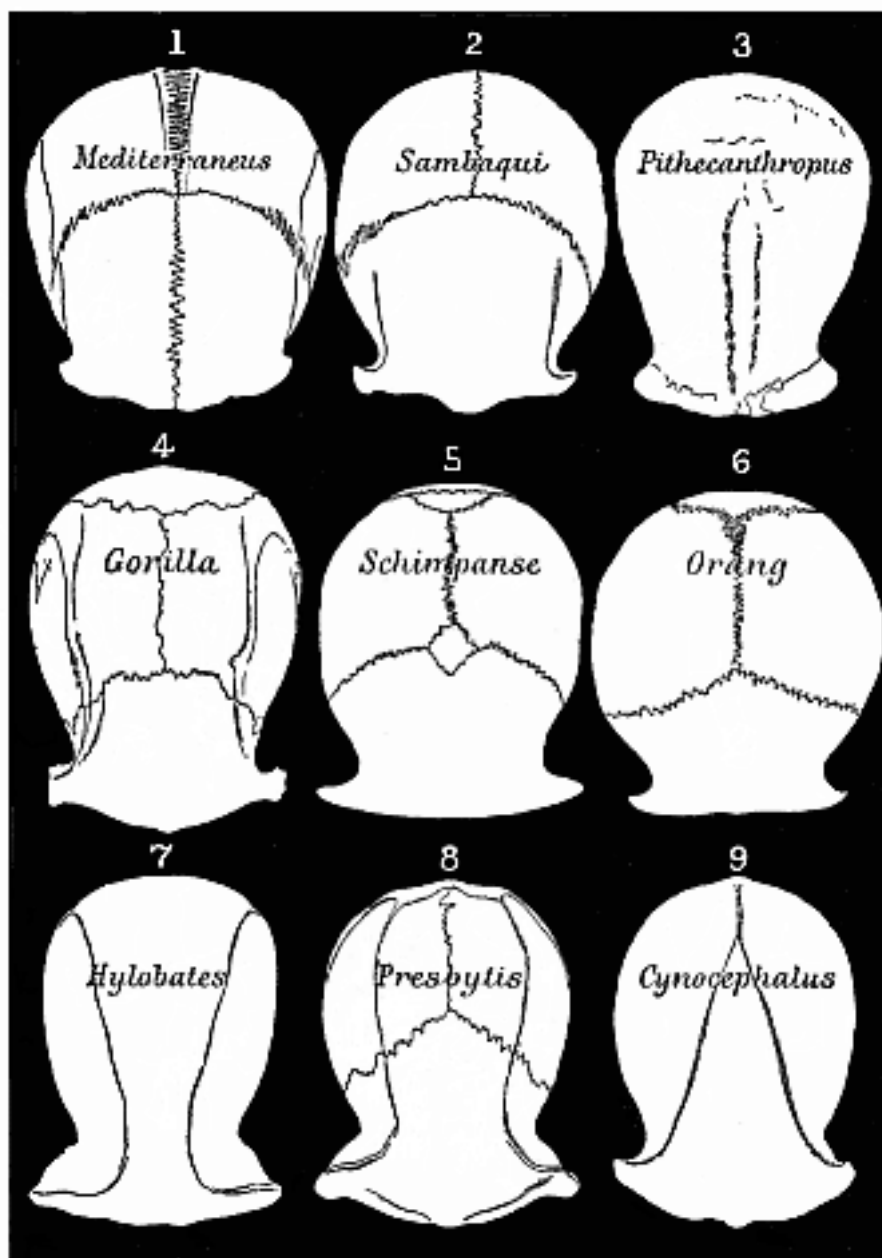


Рис. 335 - Крыши **черепов девяти приматов (Cattarrhines)**, рассматриваемые сверху и уменьшенные до общего размера. 1 европеец, 2 бразилец, 3 питекантроп, 4 горилла, 5 шимпанзе, 6 оранг, 7 гиббон, 8 хвостатая обезьяна, 9 бабуин.

Костный череп (*краниум*), головная часть вторичного осевого скелета, развивается так же, как и позвоночный столб. Череп образует костную оболочку для головного мозга, так же как позвоночный канал - для спинного мозга; а поскольку головной мозг - это только специфически дифференцированная часть головы, в то время как спинной мозг представляет собой более длинный участок ствола первоначально однородной черепной трубки, мы должны ожидать, что костная оболочка одного из них является особой модификацией костной оболочки другого. Когда мы рассматриваем череп взрослого человека (рис. 332), трудно представить, как он может быть просто измененной передней частью позвоночного столба. Это сложная и обширная костная структура, состоящая не менее чем из двадцати костей разных форм и размеров. Семь из них образуют просторную оболочку, окружающую мозг, в которой мы различаем твердую вентральную основу внизу и изогнутый дорсальный свод вверху. Остальные тринадцать костей образуют лицевой череп,

который, в частности, является костной оболочкой высших органов чувств и одновременно закрывает вход в пищеварительный канал. Нижняя челюсть сочленяется с основанием черепа (обычно рассматривается как XXI черепная кость). Позади нижней челюсти находится подъязычная кость у корня языка, также образованная из жаберных дуг, и часть нижних дуг, развившихся в виде "головных ребер" с вентральной стороны основания черепа.

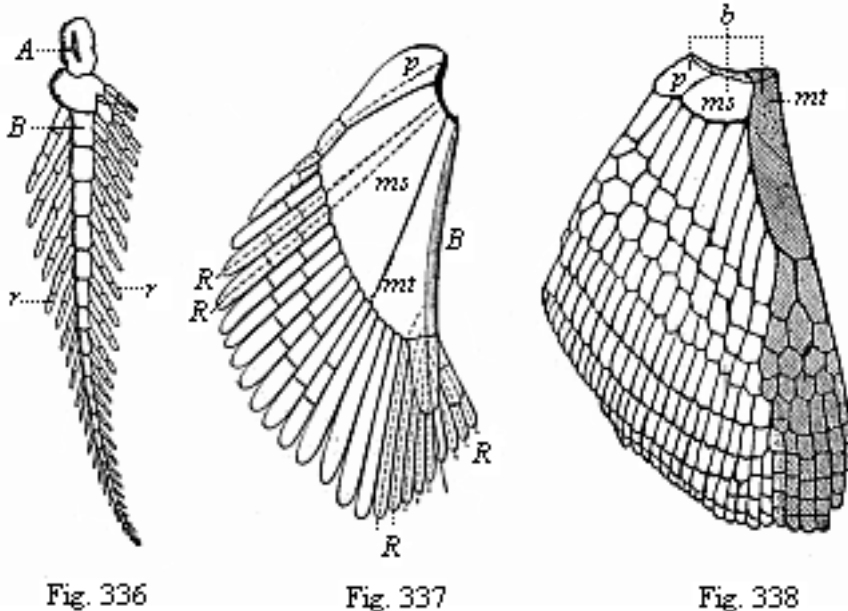


Рис. 336-Скелет **грудного плавника Ceratodus** (бисериальный перьевой скелет). А, В - хрящевые ряды стебля плавника. rr - хрящевой плавник-радий. (Из Гюнтера.)

Рис. 337 - Скелет **грудного плавника раннего селахиуса (Acanthias)**. Радиусы срединной границы плавника (В) большей частью исчезли; остались лишь некоторые (R). R, R - радиусы боковой плавниковой каймы, mt - метаптеригий, ms - мезоптеригий, p - проптеригий. (Из Гегенбаура.)

Рис. 338 - Скелет **грудного плавника молодого селахиуса**. Радиусы срединной границы плавника полностью исчезли. Заштрихованная часть справа - это участок, сохранившийся в пятипалой руке высших позвоночных. (b три базальные части плавника: mt metapterygium, рудимент плечевой кости, ms mesopterygium, p propterygium). (Из Гегенбаура.)

Хотя полностью развитый череп высших позвоночных, с его своеобразной формой, огромными размерами и сложным составом, казалось бы, не имеет ничего общего с обычными позвонками, тем не менее даже старые сравнительные анатомы в конце XVIII века пришли к признанию, что на самом деле он изначально представляет собой не что иное, как ряд видоизмененных позвонков. Когда Гете в 1790 году "поднял череп убитой жертвы из песка еврейского кладбища в Венеции, он сразу же заметил, что кости лица также могут быть прослежены до позвонков (как и три задних черепных позвонка)". А когда Окен (ничего не зная об открытии Гете) нашел в Иленштейне "прекрасный отбеленный череп заднего животного, мысль промелькнула у него как молния: "Это позвоночный столб"".

Эта знаменитая позвоночная теория черепа интересовала самых выдающихся зоологов на протяжении более чем столетия: главные представители сравнительной анатомии посвятили решению проблемы все свои силы, и интерес к ней распространился далеко за пределы их круга. Но только в 1872 году она была счастливо решена, после семилетнего труда, сравнительным анатомом, который превзошел всех других специалистов этой науки во второй половине XIX века богатством своих эмпирических знаний, остротой и глубиной своих

философских умозрений. Карл Гегенбаур в своих классических *"Исследованиях по сравнительной анатомии позвоночных"* (третий раздел) показал, что наиболее прочное основание для позвоночной теории черепа мы находим в головном скелете селяхий. Ранее анатомы ошибочно отталкивались от черепа млекопитающих и сравнивали несколько костей, составляющих его, с несколькими частями позвонка (рис. 333), полагая, что таким образом они смогут доказать, что полностью сформированный череп млекопитающих состоит из трех-шести позвонков.

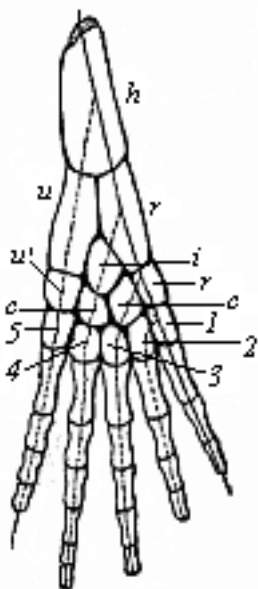


Fig. 339

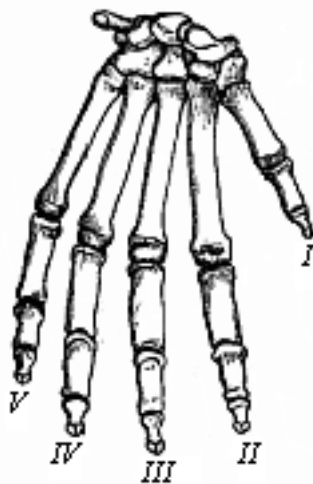


Fig. 340



Fig. 341

Рис. 339-Скелет **передней ноги амфибии**. *h* верхняя часть руки (плечевая кость), *ru* нижняя часть руки (*r* лучевая, *u* локтевая), *rcicu'*, лучезапястные кости первой серии (*r* radiale, *i* intermedium, *c* centrale, *u'* ulnare). 1, 2, 3, 4, 5 лучезапястные кости второй серии. (Из Гегенбаура.)

Рис. 340 - Скелет **руки гориллы**. (Из Хаксли.)

Рис. 341-Скелет **руки человека**, тыльная сторона. (Из Мейера.)

Старая теория была опровергнута простыми и очевидными фактами, на которые впервые указал Хаксли. Тем не менее, ее основополагающая идея - убеждение, что череп формируется из головной части перихордального осевого скелета, так же как мозг - из простой черепной трубки, путем дифференциации и модификации, - сохранилась. Теперь предстояло найти правильный способ снабдить эту философскую теорию эмпирическим фундаментом, что и было поручено Гегенбауру. Сначала он открыл филогенетический путь, который здесь, как и во всех морфологических вопросах, наиболее уверенно ведет к цели. Он показал, что примитивные рыбы (рис. 249-251), предки всех гнатостомов, до сих пор сохраняют в форме своего черепа ту структуру, из которой развился трансформированный череп высших позвоночных, включая человека. Далее он показал, что ветвистые арки селяхий доказывают, что их череп изначально состоял из большого количества (по крайней мере, девяти или десяти) позвонков, и что мозговые нервы, идущие от основания мозга, полностью подтверждают это. Эти мозговые нервы (за исключением первой и второй пары, обонятельного и зрительного нервов) являются всего лишь модификациями спинномозговых нервов и по сути сходны с ними в своем периферическом расширении. Сравнительная анатомия этих мозговых нервов, их происхождение и распространение - один из самых сильных аргументов в пользу новой позвоночной теории черепа.

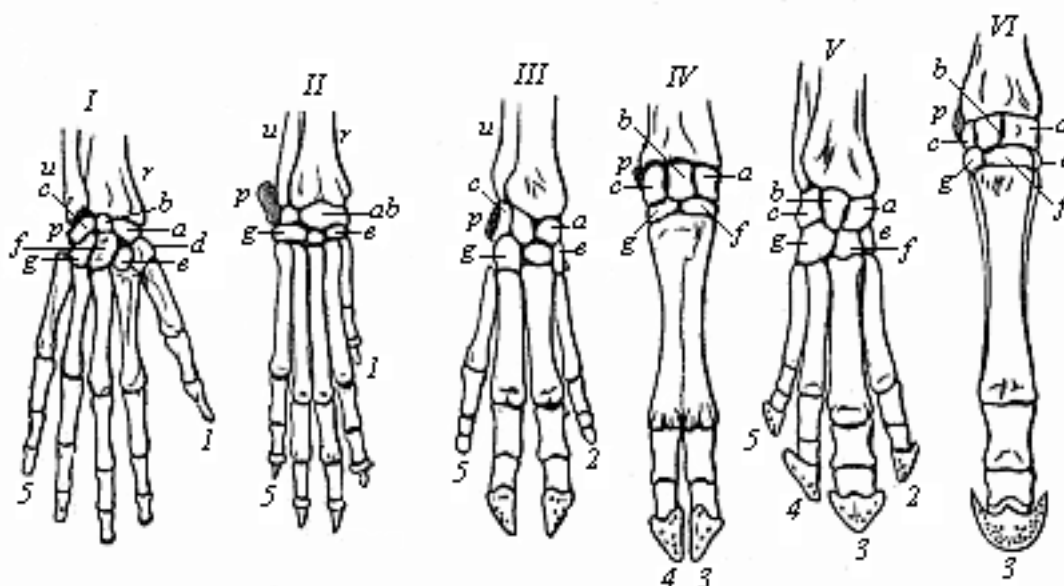


Рис. 342-Скелет **кисти или передней лапы шести млекопитающих**. I человек, II собака, III свинья, IV бык, V тапир, VI лошадь. *r* лучевая, *u* локтевая, *a* лопаточная, *b* лунная, *a* трехглавая, *d* трапецевидная, *e* трапецевидная, *f* капитель, *g* хаматум, *p* пизиформная. 1 большой палец, 2 указательный палец, 3 средний палец, 4 безымянный палец, 5 мизинец. (Из Гегенбаура.)

У нас нет места, чтобы вдаваться в подробности теории черепа Гегенбаура. Я должен довольствоваться тем, что отсылаю читателя к упомянутой мною большой работе, в которой она тщательно обоснована с эмпирико-философской точки зрения. Он также дал всестороннее и современное рассмотрение этого вопроса в своей "*Сравнительной анатомии позвоночных*" (1898). Гегенбаур указывает в качестве исходных "краниальных ребер", или "нижних дуг черепных позвонков", на каждой стороне головы селяхий (рис. 334) следующие пары дуг: I и II, два губных хряща, передний (*a*) из которых состоит только из верхней части, а задний (*bc*) из верхней и нижней частей; III, верхнечелюстные дуги, также состоящие из двух частей с каждой стороны - примитивной верхней челюсти (*os palato-quadratum*, *o*) и примитивной нижней челюсти (*u*); IV, гиалоидная кость (*II*); наконец, V-X, шесть ветвистых дуг в более узком смысле (III-VIII). Из анатомических особенностей этих девяти-десяти черепных ребер или "нижних позвоночных дуг" и черепных нервов, которые распространяются по ним, ясно, что внешне простой хрящевой примитивный череп *Selachii* был первоначально сформирован из такого количества (по крайней мере девяти) сомитов или провертебров. Однако смешение этих примитивных сегментов в единую капсулу настолько древнее, что в силу закона свернутой наследственности первоначальное деление, по-видимому, исчезло; в эмбриональном развитии его очень трудно обнаружить в отдельных следах, а в некоторых отношениях и вовсе невозможно. Утверждается, что в передней (прехордальной) части черепа Селачи было обнаружено несколько (от трех до шести) следов провертебров, что позволило бы довести число черепных сомитов до двенадцати-шестнадцати, а то и больше.

В примитивном черепе человека (рис. 323) и высших позвоночных, который произошел от черепа селачий, в определенный ранний период развития можно обнаружить пять последовательных участков, которые можно было бы отнести к пяти примитивным позвонкам; но эти участки полностью обусловлены адаптацией к пяти примитивным мозговым пузырькам и соответствуют, как и они, большому числу метамер. То, что в примитивном черепе млекопитающих мы имеем сильно измененный и трансформированный

орган, а вовсе не примитивное образование, ясно из того, что его первоначальная мягкая мембранная форма принимает хрящевой характер по большей части только у основания и по бокам, а на крыше остается мембранной. В этой части кости последующего костного черепа развиваются как внешние покровы над мембранной структурой, без промежуточной хрящевой стадии, как в основании черепа. Таким образом, большая часть черепных костей изначально развивается как покровные кости из кориума и лишь во вторую очередь вступает в тесное соприкосновение с примитивным черепом (рис. 333). Мы уже видели, как это рудиментарное начало черепа у человека формируется онтогенетически из "головных пластин", и таким образом передний конец хорды оказывается заключенным в основании черепа. (Ср. рис. 145 и стр. 138, 144 и 149).

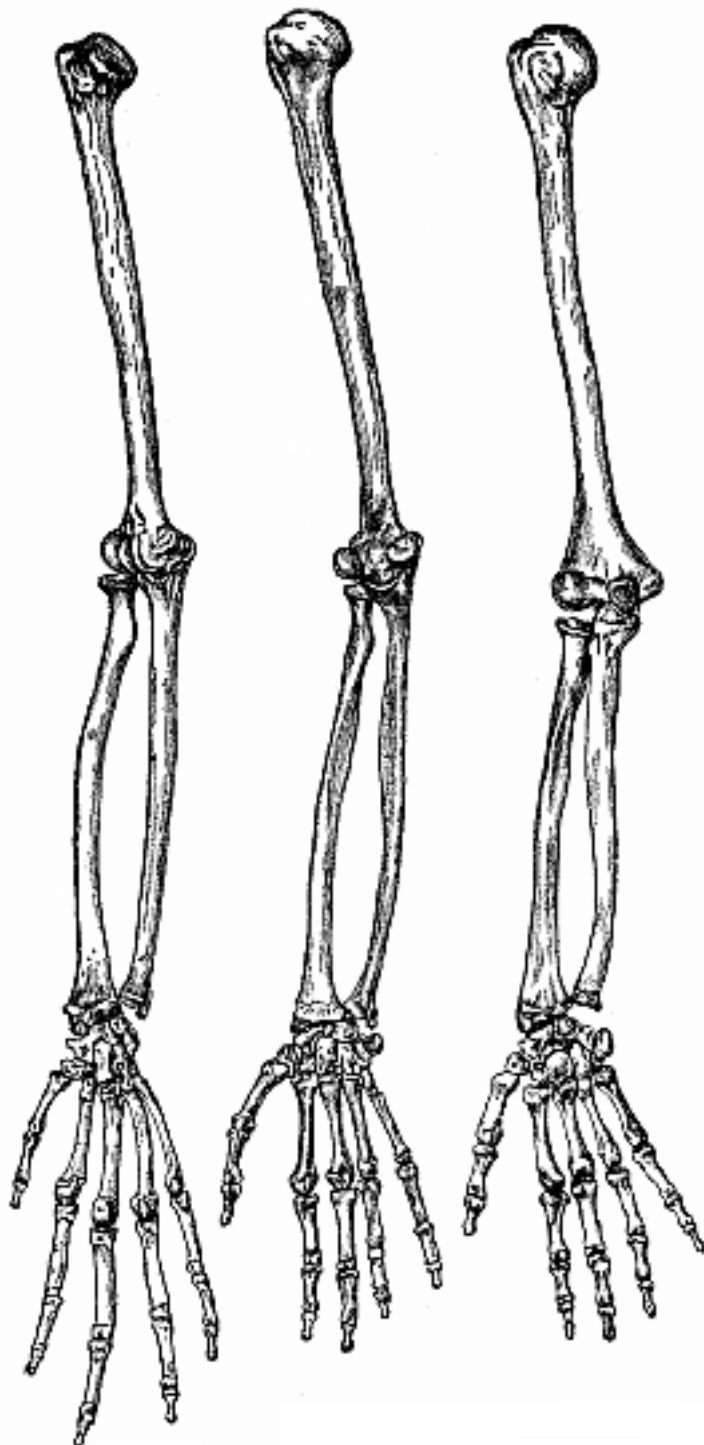


Fig. 343

Fig. 344

Fig. 345

Рис. 343-345 - Рука и кисть трех антропоидов. Рис. 343-Шимпанзе (*Anthropithecus niger*). Рис. 344-Ведда с Цейлона (*Homo veddalis*). Рис. 345-Европеец (*Homo mediterraneus*). (Из Пауля и Фрица Сарасина.)

За последние три десятилетия филогения черепа достигла большого прогресса благодаря совместным достижениям сравнительной анатомии, онтогении и палеонтологии. Благодаря разумному и всестороннему применению филогенетического метода (в смысле Гегенбаура) мы нашли ключ к решению больших и важных проблем, возникающих при тщательном сравнительном изучении черепа. Другая научная школа, школа так называемой "точной краниологии" (в смысле Вирхова), тем временем прилагала бесплодные усилия для достижения этого результата. Мы можем с благодарностью признать все, что эта описательная школа сделала в плане точного описания различных форм и размеров черепа человека по сравнению с черепами других млекопитающих. Но огромный эмпирический материал, который она накопила в своей обширной литературе, - всего лишь мертвая и бесплодная эрудиция, пока она не оживет и не будет освещена филогенетическими спекуляциями.

Вирхов ограничился самым тщательным анализом большого количества человеческих черепов и черепов антропоидных млекопитающих. Он видел только различия между ними и стремился выразить их в цифрах.

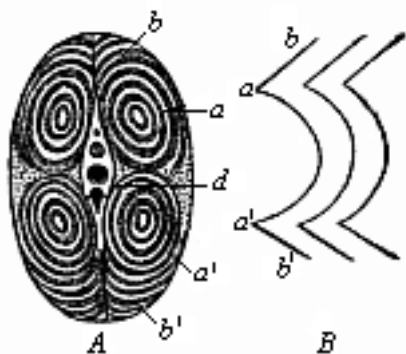


Рис. 346 - Поперечный **разрез хвоста рыбы** (из туннеля). (Из Иоганнеса Мюллера.) *a* верхние (дорсальные) боковые мышцы, *a'*, *b'* нижние (вентральные) боковые мышцы, *г* тела позвонков, *б* участки неполной конической мантии, *В* линии прикрепления межмышечных связок (сбоку).

Не приведя ни одной веской причины, не предложив ни одного альтернативного объяснения, он отверг эволюцию как недоказанную гипотезу. Он сыграл самую неудачную роль в споре о значении ископаемых человеческих черепов Спая и Неандертальца и их сравнении с черепом Питекантропа (рис. 283). Все интересные особенности этих черепов, которые явно указывали на переход от антропоида к человеку, Вирхов объявил случайными патологическими вариациями. Он сказал, что крыша черепа *Pithecanthropus* (рис. 335, 3) должна была принадлежать обезьяне, потому что столь выраженная *орбитальная стриктура* (горизонтальное сужение между внешним краем глазной орбиты и висками) не встречается ни у одного человека. Сразу же после этого Неринг показал на черепе бразильского индейца (рис. 335, 2), найденном в Самбаки в Сантосе, что у человека эта стриктура может быть даже глубже, чем у многих обезьян. Очень поучительно в этой связи сравнить крыши черепов (если смотреть сверху) разных приматов. Поэтому я расположил девять таких черепов на рис. 335 и уменьшил их до общего размера.

Переходим к ветвистым дугам, которые еще ранние натурфилософы считали "головными ребрами". (См. рис. 167-170). Из четырех первоначальных жаберных дуг млекопитающих первая находится между примитивным ртом и первой жаберной щелью. Из основания этой дуги формируется верхнечелюстной отросток, который соединяется с внутренним и наружным носовыми отростками с каждой стороны, как мы уже объясняли ранее, и образует основные части скелета верхней челюсти (нёбную кость, птеригоидную кость и т. д.) (Ср. с. 284.) Оставшаяся часть первой ветвистой дуги, которая теперь называется, по контрасту, "верхнечелюстным отростком", образует из своего основания две ушные ямки (молоточек и наковальню), а что касается остальной части, то она превращается в длинную полоску хряща, которая известна, в честь ее первооткрывателя, как "хрящ Меккеля", или *промандибула*. На наружной поверхности последнего из клеточного вещества кориума, в качестве покровной или добавочной кости, формируется постоянная костная нижняя челюсть. Из первой части или основания второй ветвистой дуги у млекопитающих образуется третья косточка уха - стремечко, а из последующих частей - (в таком порядке) мышца стремечка, шиловидный отросток височной кости, шиловидно-височная связка и маленький рог подъязычной кости. Третья ветвистая дуга хрящевая только в передней части, и здесь тело подъязычной кости и ее большой рог образуются с каждой стороны соединением двух ее половин. Четвертая ветвистая дуга встречается в зародыше млекопитающих только транзиторно, как рудиментарный орган, и не развивает специальных частей; в зародыше высших позвоночных нет никаких следов задних ветвистых дуг (пятой и шестой пары), которые являются постоянными у селяхий. Они были давно утрачены. Более того, четыре жаберные щели человеческого эмбриона представляют интерес только как рудиментарные органы, которые вскоре закрываются и исчезают. Только первая (между первой и второй бранхиальными дугами) имеет постоянное значение; из нее развиваются барабанная полость и евстахиева труба. (Ср. рис. 169, 320.)

Карл Гегенбаур снова решил сложную задачу приведения скелета конечностей позвоночных к общему типу. Немногие части тела позвоночных претерпели такие бесконечно разнообразные модификации в отношении размера, формы и адаптации структуры, как конечности или конечности; тем не менее мы в состоянии свести их все к одному наследственному стандарту. В целом мы можем выделить три группы среди позвоночных по отношению к формированию их конечностей. Самые низкие и ранние позвоночные, *Acrania* и *Cyclostomes*, как и их беспозвоночные предки, не имели пар конечностей, что мы и видим сегодня у *Amphioxus* и *Cyclostomes* (рис. 210, 247). Вторая группа состоит из двух классов - настоящих рыб и двустворчатых; здесь сначала всегда есть две пары конечностей в виде многопалых плавников - одна пара грудных, или передних, и одна пара брюшных, или задних, ног (рис. 248-259). Третья группа включает четыре высших класса позвоночных - амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие; у этих четвероногих сначала те же две пары конечностей, но в форме пятипалых ног. Часто мы находим меньше пяти пальцев, а иногда ноги полностью атрофированы (как у змей). Но первоначальная стволовая форма группы имела по пять пальцев на руках и ногах (рис. 263-265).

Истинная примитивная форма пар конечностей, такая, какой она была у примитивных рыб силурийского периода, сохранилась для нас у австралийского диплодока, замечательного *Ceratodus* (рис. 257). И грудной, и брюшной плавники представляют собой плоские овальные лопасти, в которых мы находим бисериальный хрящевой скелет (рис. 336). Он состоит, во-первых, из сильно сегментированного плавника-стержня или "стебля" (*A*, *B*), который проходит через плавник от основания до кончика, и, во-вторых, из двойного ряда тонких сочлененных плавников-радиев (*r*, *r*), которые прикреплены к обеим сторонам плавника-стержня, как перья оперенного листа. Этот примитивный плавник, который впервые

распознал Гегенбаур, прикреплен к позвоночному столбу простой зоной в виде хрящевой дуги. Вероятно, он произошел от ветвистых дуг.^[31]

[31] В то время как Гегенбаур выводит плавники из двух пар задних разделенных ветвистых дуг, Бальфур считает, что они развились из сегментов пары первоначально непрерывных боковых плавников или складок кожи).

Такой же бисериальный примитивный плавник в большей или меньшей степени сохранился в окаменевших останках самых ранних *Selachii* (рис. 248), *Ganoids* (рис. 253) и *Dipneusts* (рис. 256). В измененном виде она встречается и у некоторых настоящих акул и щук. Но у большинства *Selachii* он уже дегенерировал до такой степени, что радиусы на одной стороне плавникового стержня частично или полностью утрачены, а сохранились только на другой (рис. 337). Таким образом, мы получаем унисериальный плавник, который перешел от *Selachii* к остальным рыбам (рис. 338).

Гегенбаур показал, как пятипалая нога *Amphibia*, унаследованная тремя классами амниот, произошла от однопалого рыбьего плавника.^[32]

[32] Конечность четырех высших классов позвоночных теперь объясняется в том смысле, что первоначальный плавниковый стержень проходит по внешней (локтевой или фибулярной) стороне и заканчивается пятым пальцем. Раньше считалось, что он проходит по внутренней (радиальной или большеберцовой) стороне и заканчивается первым пальцем ноги, как показано на рис. 339). У двуногих предков *Amphibia* радиусы постепенно атрофируются и в большинстве случаев утрачиваются и на другой стороне плавникового стержня (более светлые хрящи на рис. 338). Сохранились только четыре самых нижних радиуса (заштрихованы на рисунке); это четыре внутренних пальца стопы (с первого по четвертый). Маленький или пятый палец развивается из нижнего конца плавникового стержня. Из средней и верхней части плавника-стержня развился длинный стержень конечности - важные лучевая и локтевая кости (рис. 339 *г* и *и*) и плечевая кость (*h*) высших позвоночных.

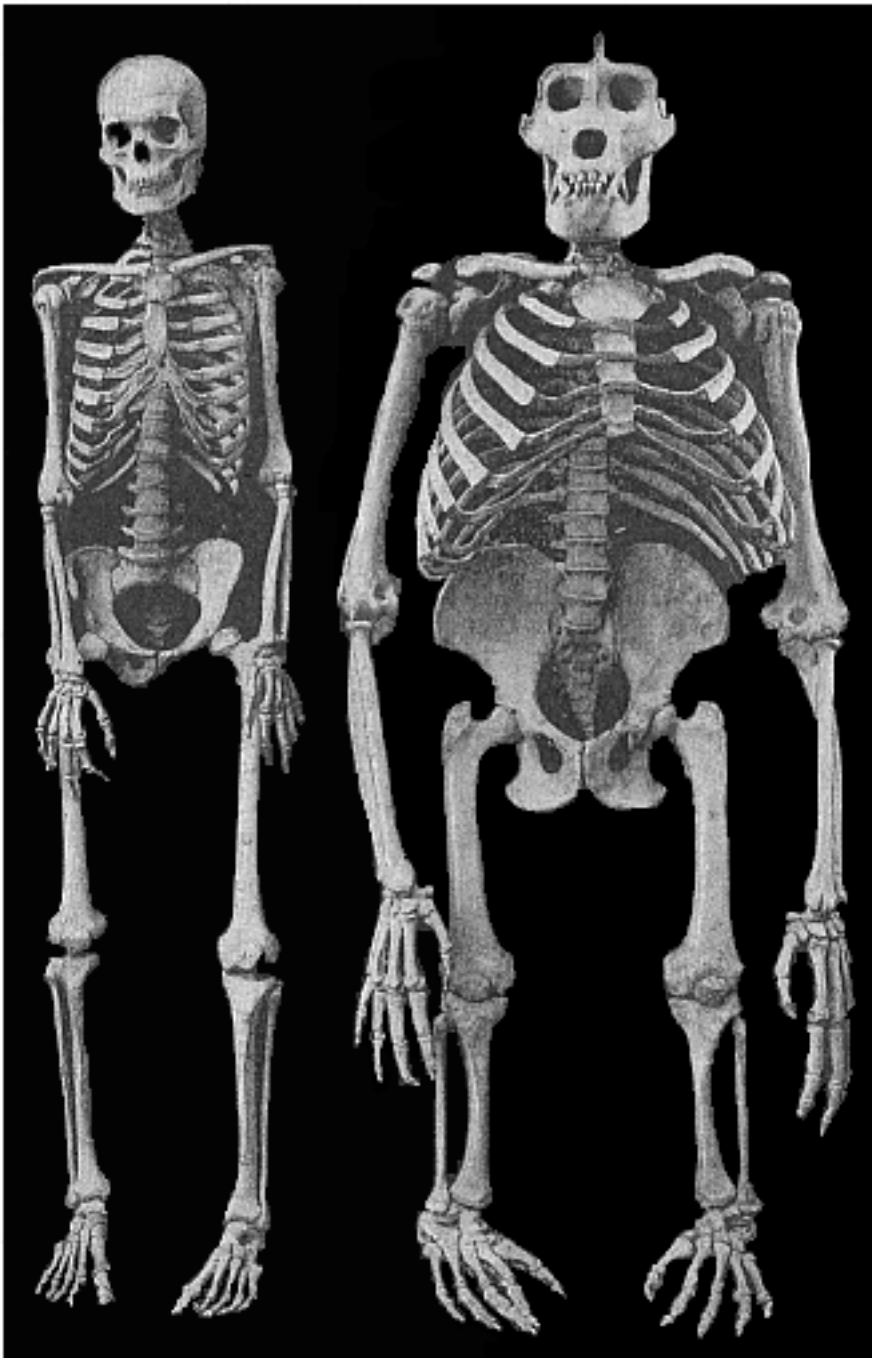


Fig. 347

Fig. 348

Рис. 347 - **Скелет** человека. (Ср. рис. 326.)

Рис. 348-Скелет **гигантской гориллы** (см. рис. 209).

Таким образом, пятипалая стопа *Amphibia*, которую мы впервые встречаем у каменноугольной *Stegoccephala* (рис. 260) и которую унаследовали от нее рептилии с одной стороны и млекопитающие с другой, сформировалась путем постепенного вырождения и дифференциации от многопалой рыбьей лапы (рис. 341). Сокращение радиусов до четырех сопровождалось дальнейшей дифференциацией плавникового стержня, его поперечной сегментацией на верхнюю и нижнюю половины и формированием зоны конечности, которая у высших позвоночных состоит первоначально из трех конечностей, расположенных впереди и сзади. Простая дуга исходного плечевого пояса делится с каждой стороны на верхнюю (дорсальную) часть, лопатку (*scapula*), и нижнюю (вентральную) часть; передняя часть последней образует примитивную ключицу (*procoracoideum*), а задняя часть -

coracoideum. Точно так же простая дуга тазовой зоны распадается на верхнюю (дорсальную) часть, подвздошную кость (*os ilium*), и нижнюю (вентральную) часть; передняя часть последней образует лобковую кость (*os pubis*), а задняя - лобковую кость (*os ischii*).

В стебле или стволе также наблюдается полное соответствие между передней и задней конечностью. Первая часть ствола поддерживается одной прочной костью - плечевой костью в передней конечности, бедренной костью в задней конечности. Вторая часть состоит из двух костей: спереди - лучевой (*r*) и локтевой (*u*), сзади - большеберцовой и малоберцовой. (Ср. скелеты на рис. 260, 265, 270, 278-282 и 348.) Последующие многочисленные мелкие кости запястья (*carpus*) и лодыжки (*tarsus*) также расположены аналогично на передних и задних конечностях, как и пять костей средней кисти (*metacarpus*) и средней стопы (*metatarsus*). Наконец, то же самое происходит и с самими пальцами ног, которые имеют схожую характерную композицию из ряда костных частей впереди и сзади. Мы находим полную параллель во всех частях передней и задней ноги.

Таким образом, когда мы узнаем из сравнительной анатомии, что скелет человеческих конечностей состоит из тех же костей, соединенных таким же образом, что и скелет четырех высших классов позвоночных, мы сразу же можем сделать вывод об их общем происхождении от одной стволовой формы. Эта стволовая форма была самой ранней амфибией, имевшей по пять пальцев на каждой ноге. Особенно сильно изменились внешние части конечностей в результате адаптации к различным условиям. Достаточно вспомнить, какие огромные вариации они предлагают в классе млекопитающих. У нас есть стройные ноги оленя и сильные пружинящие ноги кенгуру, лазающие ноги ленивца и роющие ноги крота, плавники кита и крылья летучей мыши. Легко признать, что эти органы передвижения настолько сильно различаются по размеру, форме и специальным функциям, насколько это вообще возможно. Тем не менее, костный скелет во всех случаях практически одинаков. В разных конечностях мы всегда находим одни и те же характерные кости в практически одинаковом жестком наследственном соединении; это такое великолепное доказательство теории эволюции, какое сравнительная анатомия может обнаружить в любом органе тела. Правда, скелет конечностей различных млекопитающих претерпевает множество искажений и дегенераций, помимо особых приспособлений (рис. 342). Так, на передней лапе (или руке) собаки (II) атрофирован первый или большой палец. Он полностью исчез у свиньи (III) и тапира (V). У жвачных животных (таких как бык, IV) второй и пятый пальцы также атрофированы, и только третий и четвертый хорошо развиты (VI, 3). Тем не менее, все эти различные передние лапы, а также рука обезьяны (рис. 340) и человека (рис. 341), первоначально развились из общей пятипалой формы стебля. Об этом свидетельствуют рудименты дегенерировавших пальцев ног, а также сходство расположения костей запястья у всех пентаномов (рис. 342 а-п).

Если мы откровенно сравним костный скелет руки и кисти человека с костным скелетом ближайших антропоидных обезьян, то обнаружим почти полную идентичность. Особенно это касается шимпанзе. Что касается пропорций различных частей, то самые низкие из ныне живущих рас людей (ведды Цейлона, рис. 344) находятся на полпути между шимпанзе (рис. 343) и европейцем (рис. 345). Еще более значительны различия в строении и пропорциях различных частей тела между разными родами антропоидных обезьян (рис. 278-282); и еще более велико морфологическое расстояние между ними и низшими обезьянами (*Cynopithecus*). И здесь беспристрастное и тщательное анатомическое сравнение подтверждает точность принципа питекометры Хаксли, стр. 171.

Полное единство строения, выявляемое таким образом сравнительной анатомией конечностей, полностью подтверждается их эмбриологией. Как бы ни различались

конечности четвероногих краниотов во взрослом состоянии, все они развиваются из одного и того же зачатка. В каждом случае первый след конечности у эмбриона - это очень простой выступ, который вырастает из боковой части гипсомы. Эти простые структуры развиваются непосредственно в плавники у рыб и двусторчатых путем дифференциации их клеток. У высших классов позвоночных каждый из четырех плавников в процессе дальнейшего роста приобретает форму листа со стеблем, причем внутренняя половина становится более узкой и толстой, а наружная - более широкой и тонкой. Затем внутренняя половина (стебель листа) разделяется на две части - верхнюю и нижнюю части конечности. После этого на свободном крае листа образуются четыре неглубокие выемки, которые постепенно углубляются - это промежутки между пятью пальцами (рис. 174). Вскоре появляются пальцы на ногах. Но сначала все пять пальцев, как на передних, так и на задних ногах, соединены тонкой мембраной, похожей на плавательную паутину; они напоминают нам о первоначальном формировании стопы как плавника для гребли. Дальнейшее развитие конечностей из этого зачатка происходит одинаково у всех позвоночных в соответствии с законами наследственности.

Эмбриональное развитие мышц, или *активных* органов локомоции, не менее интересно, чем развитие скелета, или *пассивных* органов. Но сравнительная анатомия и онтогенез мышечной системы гораздо сложнее и недоступнее, а потому до сих пор были менее изучены. Поэтому мы можем сделать лишь некоторые общие филогенетические выводы.

Неоспоримо, что мускулатура позвоночных произошла от мускулатуры низших беспозвоночных, и среди них мы должны рассмотреть особенно неартикулированных *Vermalia*. У них есть простой кожный мышечный слой, развивающийся из мезодермы. Впоследствии он был заменен парой внутренних латеральных мышц, развившихся из средней стенки рта; первые зачатки мышц, возникающих из мышечной пластинки этих мышц, мы до сих пор находим у зародышей всех позвоночных (см. рис. 124, 158-160, 222-224 *тр*). У неартикулированных стволовых форм хордовых, которые мы называли прохордонией, оба тельца, а следовательно, и мышечные пластинки их стенок, еще не были сегментированы. В их сочленении был достигнут большой прогресс, который мы проследили шаг за шагом у амфиокса (рис. 124, 158). Эта сегментация мышц стала тем важным историческим процессом, с которого началось развитие позвоночных и их ствола. Сочленение скелета произошло после сегментации мышечной системы, и эти два процесса вступили в очень тесную взаимосвязь.

Эписомиты или дорсальные *œlom-pouches* у *Acrania*, *Cyclostomes* и *Selachii* (рис. 161 *h*) сначала развивают из своей внутренней или срединной стенки (из клеточного слоя, лежащего непосредственно на скелетной пластинке [*sk*] и медуллярной трубке [*nr*]) сильную мышечную пластинку (*mp*). Дорсальным ростом (*w*) она также достигает наружной стенки тельца-пучка и переходит с дорсальной стенки на вентральную. От этих сегментарных мышечных пластинок, которые главным образом участвуют в сегментации позвоночных, отходят латеральные мышцы стебля, как мы видим в простейшей форме у амфиокса (рис. 210). Благодаря образованию горизонтальной лобной перегородки они делятся с каждой стороны на верхний и нижний ряд миотомов, дорсальные и вентральные латеральные мышцы. Это видно с типичной регулярностью на поперечном разрезе хвоста рыбы (рис. 346). Из этих ранних латеральных мышц туловища развивается большая часть последующих мышц туловища, а также гораздо более поздние "мышечные почки" конечностей.^[33]

[33] Онтогенез мышц в основном кеногенетический. Большая часть мышц головы (или висцеральных мышц) первоначально относится к гипсоме позвоночного организма и развивается из стенки гипсомы или вентрального тельца-пучка. Это относится и к

первичным мышцам конечностей, поскольку филогенетически они тоже относятся к гипосоме. (Ср. главу XIV.)

Глава XXVII. ЭВОЛЮЦИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Главным из растительных органов человеческого каркаса, на эволюцию которого мы теперь обращаем внимание, является пищеварительный канал. Кишечник - самый древний из всех органов метазойского тела, и он ведет нас к самой ранней эпохе формирования органов - к первому отрезку лаврентьевского периода. Как мы уже видели, результатом первого разделения труда между однородными клетками самого раннего многоклеточного животного организма стало образование пищеварительной полости. Первой обязанностью и первой потребностью каждого организма является самосохранение. Этому отвечают функции питания и покрова тела. Поэтому, когда в примитивной шаровидной *Blastæa* однородные клетки начали осуществлять разделение труда, они должны были сначала удовлетворить эту двойную потребность. Одна половина была преобразована в пищеварительные клетки и заключила в себе пищеварительную полость - кишечник. Другая половина превратилась в покровные клетки и образовала оболочку вокруг пищеварительной трубки и всего тела. Так возникли первичные зародышевые слои - внутренний, алиментарный, или растительный, и наружный, покровный, или животный. (Ср. с. 214-17.)

Когда мы пытаемся сконструировать каркас животного простейшего мыслимого типа, имеющего такой примитивный пищеварительный канал и два первичных слоя, составляющих его стенку, мы неизбежно приходим к очень примечательной эмбриональной форме гастролы, которую мы находим с необычайным постоянством во всем диапазоне животных, за исключением одноклеточных - среди губок, Cnidaria, Platodes, Vermalia, Molluscs, Articulates, Echinoderms, Tunicates и Vertebrates. Во всех этих стеблях гастрולה повторяется в одной и той же очень простой форме. Примечательно, что гастрולה встречается у разных животных как личиночная стадия в их индивидуальном развитии, и что эта гастрולה, хотя и сильно замаскированная ценогенетическими изменениями, везде имеет в основном одно и то же палингенетическое строение (рис. 30-35). Сложный пищеварительный канал высших животных развивается онтогенетически из того же простого примитивного кишечника *гастролы*.

Эта теория гастролы в настоящее время принята почти всеми зоологами. Впервые ее поддержал и частично изменил профессор Рей-Ланкестер; через три года после этого он предложил (в своем очерке о развитии моллюсков, 1875) дать название *archenteron* примитивному кишечнику и *blastoporus* примитивному рту.

Прежде чем подробно проследить развитие пищеварительного канала человека, необходимо сказать несколько слов об общих особенностях его строения у полностью развитого человека. Зрелый пищеварительный канал человека во всех своих основных чертах построен так же, как у всех высших млекопитающих, и особенно напоминает таковой у катаров, узконосых обезьян Старого Света. Вход в него, рот, вооружен тридцатью двумя зубами, расположенными рядами в верхней и нижней челюстях. Как мы уже видели, наш зубной ряд точно такой же, как у катаров, и отличается от зубов всех остальных животных, стр. 257. Над ротовой полостью находится двойная носовая полость; они разделены нёбной перегородкой. Но мы видели, что этого разделения нет с самого начала, и что первоначально у зародыша имеется общая ротово-носовая полость, которая лишь

впоследствии разделяется твердым нёбом на две - носовую полость вверху и ротовую внизу (рис. 311).

Сзади полость рта наполовину закрыта вертикальной занавеской, которую мы называем мягким нёбом, в середине которого находится язычок. Взгляд в зеркало при широко открытом рте покажет ее форму. Увула интересна тем, что, кроме человека, она есть только у обезьян. С каждой стороны мягкого нёба находятся миндалины. Через изогнутое отверстие, которое мы находим под мягким нёбом, мы проникаем в пищевод или глотку за ротовой полостью. В нее с обеих сторон открывается узкий канал (Евстахиева труба), через который осуществляется прямое сообщение с барабанной полостью уха (рис. 320 е). Глотка продолжается в длинную узкую трубку - пищевод (*sr*). По ней пища попадает в желудок при пережевывании и проглатывании. В пищевод также открывается трахея (*lr*), ведущая в легкие. Вход в нее закрыт надгортанником, по которому скользит пища. Хрящевой надгортанник есть только у млекопитающих, он развился из четвертой ветвистой дуги у рыб и амфибий. Легкие у человека и всех млекопитающих расположены справа и слева в грудной полости, между ними находится сердце. На верхнем конце трахеи под надгортанником находится особо дифференцированная часть, укрепленная хрящевым скелетом, - гортань. Этот важный орган человеческой речи также развивается из части пищеварительного канала. Перед гортанью находится щитовидная железа, которая иногда увеличивается и образует зоб.

Пищевод спускается в грудную полость вдоль позвоночного столба, позади легких и сердца, пронзает диафрагму и попадает в висцеральную полость. Диафрагма - это мембрано-мышечная перегородка, которая полностью отделяет грудную полость от брюшной у всех млекопитающих (и только у них). Вначале этого разделения нет; сначала имеется общая грудная полость - *coeloma* или плевро-перитонеальная полость. Диафрагма формируется позже как мышечная горизонтальная перегородка между грудной и брюшной полостями. Она полностью разделяет эти две полости и пронизана лишь несколькими органами, которые переходят из одной в другую. Одним из главных таких органов является пищевод. Пройдя через диафрагму, он расширяется и превращается в желудочный мешок, в котором и происходит основное пищеварение. Желудок взрослого человека (рис. 349) представляет собой длинный, несколько скошенный мешок, расширяющийся слева в слепой мешок, дно желудка (*b'*), но сужающийся справа и переходящий в пилорус (*e*) тонкой кишки. В этом месте между двумя отделами канала находится клапан, пилорический клапан (*d*); он открывается только тогда, когда мясистая пища переходит из желудка в кишечник. У человека и высших позвоночных желудок сам по себе является главным органом пищеварения и особенно занят растворением пищи; это не так у многих низших позвоночных, у которых желудка нет, а его функции выполняет часть кишечника, расположенная дальше. Мышечная стенка желудка сравнительно толстая; снаружи он снабжен сильными мышцами, выполняющими пищеварительные движения, а внутри - большим количеством мелких желез, пептических желез, которые выделяют желудочный сок.

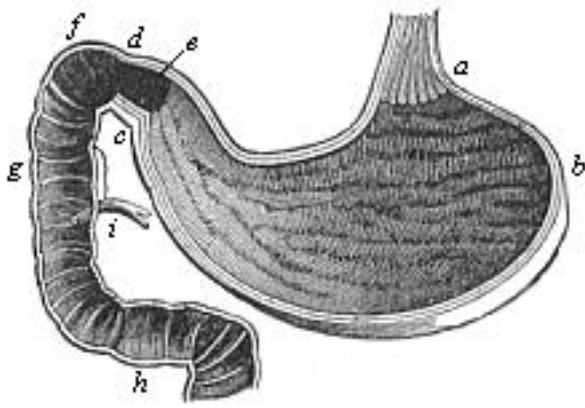


Рис. 349 - **Желудок и двенадцатиперстная кишка** человека, продольный разрез. *a* кардия (конец пищевода), *b* дно (слепой мешок левой стороны), *c* пилорусная складка, *d* пилорусные клапаны, *e* пилорусная полость, *fgh* двенадцатиперстная кишка, *i* вход в желчный проток и проток поджелудочной железы. (Из Мейера.)

За желудком следует самый длинный отдел пищеварительного канала - средняя кишка, или тонкий кишечник. Его главная функция - всасывание пептонизированной жидкой массы пищи, или хилеса, и он подразделяется на несколько отделов, первый из которых (следующий за желудком) называется двенадцатиперстной кишкой (рис. 349 *fgh*). Она представляет собой короткую подковообразную петлю кишечника. В нее открываются самые крупные железы пищеварительного канала - печень, главная пищеварительная железа, выделяющая желчь, и поджелудочная железа, выделяющая панкреатический сок. Эти две железы сливают свои секреты - желчь и панкреатический сок - в двенадцатиперстную кишку (*i*). Отверстие желчного протока имеет особое филогенетическое значение, так как оно одинаково у всех позвоночных и указывает на основную точку печеночного или хоботкового кишечника (Гегенбаур). Печень, филогенетически более древняя, чем желудок, представляет собой большую железу, богатую кровью, у взрослого человека, расположенную сразу под диафрагмой с левой стороны и отделенную ею от легких. Поджелудочная железа лежит немного дальше и левее. Оставшаяся часть тонкой кишки настолько длинная, что ей приходится сворачиваться в многочисленные складки, чтобы найти место в узком пространстве брюшной полости. Она делится на тощую кишку сверху и подвздошную кишку снизу. В последнем отделе находится та часть тонкой кишки, в которой у эмбриона желточно-кишечный тракт открывается в кишечник. Затем эта длинная и тонкая кишка переходит в толстую кишку, от которой она отсекается специальным клапаном. Сразу за этим "клапаном Баухина" первая часть толстой кишки образует широкую, похожую на мешочек структуру - сæсит. На атрофированном конце кишки находится знаменитый рудиментарный орган - отросток. Толстая кишка (*colon*) состоит из трех частей - восходящей справа, поперечной средней и нисходящей слева. Последняя проходит через S-образный изгиб в последний отдел пищеварительного канала - прямую кишку, которая открывается сзади анусом. И толстый, и тонкий кишечник снабжены множеством мелких желез, которые выделяют слизь и другие жидкости.

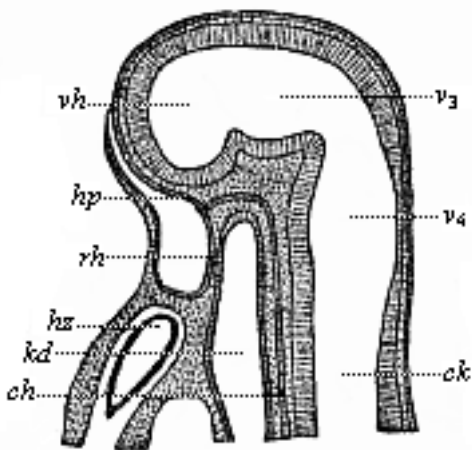


Рис. 350-Средний **срез головы эмбриона зайца** длиной в одну четвертую дюйма. (Глубокая ротовая полость (*hp*) отделена мембраной глотки (*rh*) от слепой полости головного отдела кишечника (*kd*). *hz* сердце, *ch* chorda, *hp* точка, в которой гипофиз развивается из ротовой полости, *vh* желудочек головного мозга, *v3*, третий желудочек (промежуточный мозг), *v4* четвертый желудочек (задний мозг), *ck* позвоночный канал.

На большей части своей длины пищеварительный канал прикреплен к внутренней дорсальной поверхности брюшной полости или к нижней поверхности позвоночного столба. Крепление осуществляется с помощью тонкой мембранной пластины, которую мы называем брыжейкой.

Хотя полностью сформированный пищеварительный канал, таким образом, представляет собой очень сложный орган, и хотя в деталях он имеет множество сложных структурных особенностей, которые мы не можем здесь рассматривать, тем не менее вся эта сложная структура исторически развилась из очень простой формы примитивной кишки, которую мы находим у наших предков-гастрадников и которую каждая гастрала демонстрирует нам сегодня. Мы уже указывали (глава IX), как эпигастрала млекопитающих (рис. 67) может быть сведена к первоначальному типу колоколовидной гастралы, которая сохранилась только у амфиокса (рис. 35). Гастрала человека и всех остальных млекопитающих, как и последняя, должна рассматриваться как онтогенетическое воспроизведение филогенетической формы, которую мы называем *Gastræa*, где все тело - не что иное, как двустенный желудочный мешок.

Из эмбриологии нам уже известно, как развивается кишечник у зародыша человека и других млекопитающих. Из гастралы сначала образуется шарообразный эмбриональный пузырек, заполненный жидкостью (*гастроцистис*, рис. 106). В дорсальной стенке его развивается подошвенный зародышевый щиток, а с нижней стороны его по средней линии появляется неглубокая борозда - первый след позднейшей, вторичной пищеварительной трубки. Желобок становится все глубже и глубже, его края загибаются друг к другу и в конце концов образуют трубку.

Как мы уже видели, эта простая цилиндрическая кишечная трубка сначала полностью закрыта спереди и сзади у человека и вообще у позвоночных (рис. 148); постоянные отверстия пищеварительного канала, рот и анус, образуются только позднее и из наружной кожи. Спереди в коже появляется ротовая ямка (рис. 350 *hp*), которая растет по направлению к слепому переднему концу полости головного отдела кишечника (*kd*) и в конце концов прорывается в него. Таким же образом в коже сзади образуется неглубокая анальная ямка, которая становится все глубже и глубже, продвигается к слепому заднему концу тазовой

кишки и наконец соединяется с ней. Между наружной кожной ямкой и слепым концом кишки сначала имеется тонкая перегородка - глоточная мембрана спереди и анусная мембрана сзади; она исчезает, когда происходит соединение.

Непосредственно перед отверстием ануса из задней кишки развивается аллантаис - важная эмбриональная структура, которая у плацентарных (включая человека) превращается в плаценту. В этой более совершенной форме пищеварительный канал человека (и всех других млекопитающих) представляет собой слегка изогнутую цилиндрическую трубку с отверстием на каждом конце и двумя придатками, растущими из нижней стенки: передний - пупочный пузырь или желточный мешок, а задний - аллантаис или мочевого мешок (рис. 195).

Тонкая стенка этой простой пищеварительной трубки и ее вентральных придатков при микроскопическом исследовании оказывается состоящей из двух слоев клеток. Внутренний слой, выстилающий всю полость, состоит из более крупных и темных клеток и представляет собой слой кишечной железы. Наружный слой состоит из более мелких и светлых клеток и является слоем кишечных волокон. Исключение составляют полости рта и ануса, поскольку они берут начало из кожи. Внутренняя оболочка ротовой полости представлена не слоем кишечной железы, а кожно-сенсорным слоем, а ее мышечный субстрат - не кишечной, а кожно-волокнутой оболочкой. То же самое происходит и со стенкой малой полости ануса.

Если спросить, как эти составные слои примитивной кишечной стенки связаны с различными тканями и органами, которые мы находим потом в полностью развитой системе, ответ будет очень простым. Его можно сформулировать в одном предложении. Эпителий кишечника - то есть внутренний мягкий слой клеток, который выстилает полость пищеварительного канала и всех его придатков и непосредственно занят процессами питания, - формируется исключительно из слоя кишечной железы; все остальные ткани и органы, входящие в состав пищеварительного канала и его придатков, происходят из слоя кишечной клетчатки. Из него же развивается вся наружная оболочка кишечника и его придатков; волокнистая соединительная ткань и гладкие мышцы, составляющие его мышечный слой, поддерживающие его хрящи (например, хрящи гортани и трахеи), кровеносные и лимфатические сосуды, всасывающие питательную жидкость из кишечника, - словом, все, что есть в пищеварительной системе помимо эпителия кишечника. Из этого же слоя мы получаем всю брыжейку со всеми вложенными в нее органами - сердцем, крупными кровеносными сосудами тела и т. д.



Рис. 351 - Чешуя **или кожные зубы акулы** (*Centrophorus calceus*). Трехконечный зубец косо поднимается на каждой из четырехугольных костных пластинок, которые лежат в кориуме. (Из Гегенбаура.)

Оставим на время эту оригинальную структуру кишечника млекопитающих, чтобы сравнить ее с пищеварительным каналом низших позвоночных и тех беспозвоночных, которых мы признали предками человека. Прежде всего, у самых низших Metazoa, гастролитов, кишечник постоянно сохраняется в очень простой форме, в которой мы находим его преходящим образом в палингенетической гастрале других животных; так происходит у гастремарий (*Pemmatodiscus*), физмарий (*Prophysema*), простейших губок (*Olynthus*), пресноводных полипов (*Hydra*), а также у асцилий-эмбрионов многих других Coelenteria (рис. 233-238). Даже у простейших форм Platodes, Rhabdocœla (рис. 240), кишечник все еще представляет собой простую прямую трубку, выстланную энтодермой; но с той важной разницей, что в этом случае его единственное отверстие, примитивный рот (*m*), образовал мускулистый пищевод (*sd*) путем инвагинации кожи.

Такую же простую форму мы имеем в кишечнике низших Vermalia (*Gastrotricha*, рис. 242, *Nematodes*, *Sagitta* и др.). Но у них на противоположном от рта конце кишечника образовалось второе важное отверстие - анус (рис. 242 а).

Большой прогресс в строении кишечника вермалиев мы видим у замечательного *Balanoglossus* (рис. 245), единственного выжившего представителя класса Enteropneust. Здесь мы впервые видим разделение пищеварительной трубки на два отдела, характерное для хордовых. Передняя половина, головной кишечник (*cephalogaster*), становится органом дыхания (ветвистая кишка, рис. 245 к); задняя половина, хоботковый кишечник (*truncogaster*), выполняет только функцию пищеварения (печеночная кишка, г). Дифференциация этих двух частей кишечника у Enteropneust такая же, как и у всех Tunicates и Vertebrates.

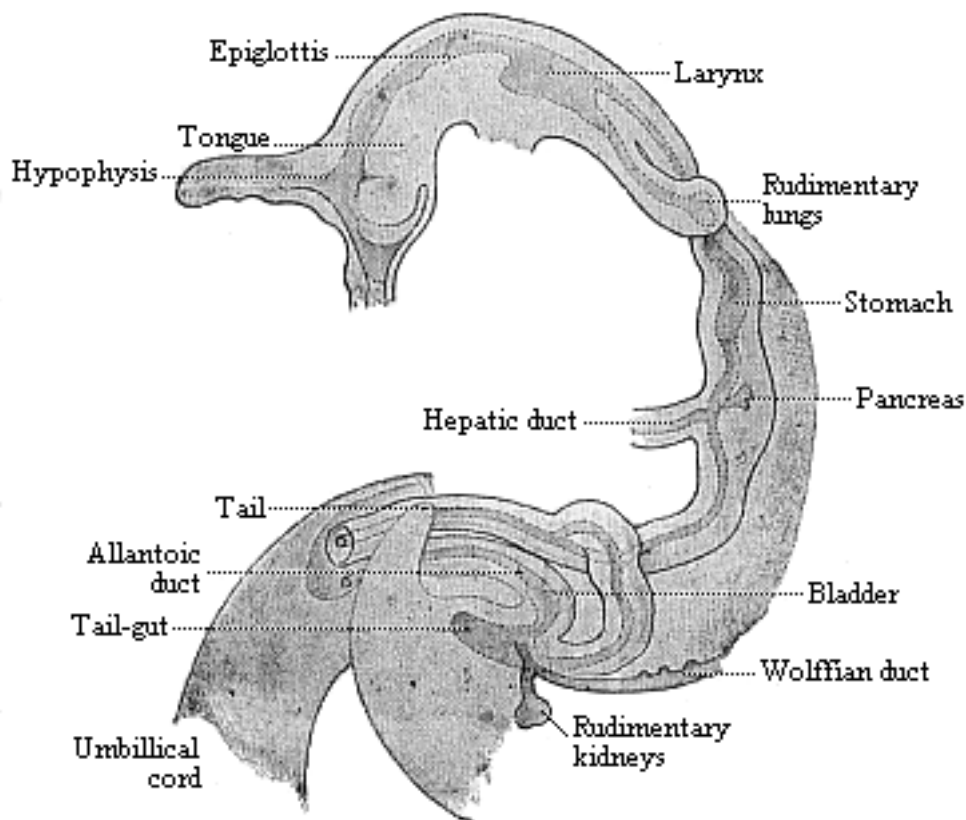


Рис. 352 - Кишечник **человеческого эмбриона** длиной в одну шестую дюйма. (Из его.)

В этой связи особенно интересно и поучительно сравнить энтеропневмоний с асидиями и амфиоксами (рис. 220, 210) - замечательными животными, которые образуют связующее звено между беспозвоночными и позвоночными. У обеих форм кишечник имеет практически одинаковое строение: передний отдел образует дыхательную ветвистую кишку, задний - пищеварительную печеночную кишку. В обоих случаях он развивается палингенетически из примитивного кишечника гастролы, и в обоих случаях задний конец медуллярной трубки закрывает примитивный рот до такой степени, что образуется замечательный медуллярный кишечный проток, проходящий между нервной и кишечной трубками (*canalis neurentericus*, рис. 83, 85 не). В непосредственной близости от закрытого примитивного рта, возможно, на его месте, развивается более поздний анус. Точно так же рот является свежим образованием у амфиокса и асидии. То же самое происходит со ртом человека и вообще краниотов. Вторичное формирование рта у хордовых, вероятно, связано с развитием жаберных лепестков, которые образуются в стенке кишечника сразу за ртом. Таким образом, передний отдел кишечника превращается в орган дыхания. Я уже отмечал, что эта модификация характерна для позвоночных и туникат. Филогенетическое появление жаберных лепестков свидетельствует о начале новой эпохи в стволовой истории позвоночных.

В дальнейшем онтогенетическом развитии пищеварительного канала у человеческого эмбриона появление жаберных лепестков является наиболее важным процессом. На очень ранней стадии стенка пищевода соединяется с наружной стенкой тела в голове человеческого эмбриона, после чего образуются четыре расщелины, которые ведут непосредственно в пищевод извне, с правой и левой сторон шеи, позади рта. Это жаберные или пищеводные щели, а перегородки, разделяющие их, - жаберные или пищеводные арки (рис. 171). Это интереснейшие эмбриональные структуры. Они показывают нам, что все высшие позвоночные воспроизводят на своих ранних стадиях, в соответствии с

биогенетическим законом, процесс, который сыграл столь важную роль в возникновении всего стебля хордовых. Этот процесс заключался в дифференциации кишечника на два отдела - передний дыхательный отдел, ветвистый кишечник, предназначенный только для дыхания, и задний пищеварительный отдел, печеночный кишечник. Поскольку мы находим эту весьма характерную дифференциацию кишечника на два разных отдела у всех позвоночных и всех тунникообразных, мы можем заключить, что она была и у их общих предков, прохордовых, - тем более что она есть даже у энтеропневмоний. (Ср. с. 119, 151, 227, рис. 210, 220, 245.) Он полностью отсутствует у всех остальных беспозвоночных.

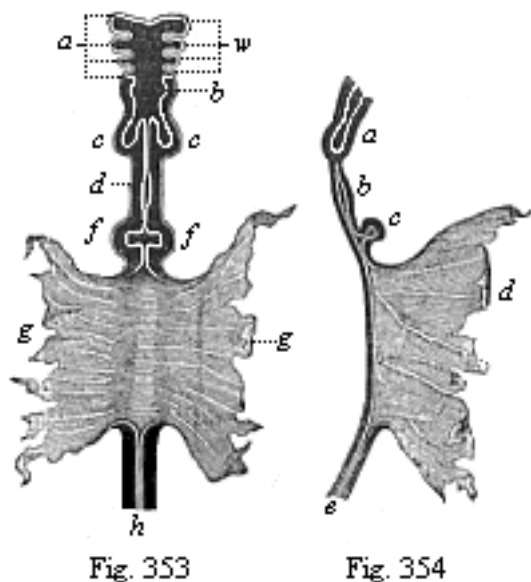


Рис. 353 - Кишечник **эмбриона собаки** (на рис. 202, из *Бишоффа*), вид с брюшной стороны. *a* жаберные дуги (четыре пары), *b* зачатки глотки и гортани, *c* легкие, *d* желудок, *f* печень, *g* стенки открытого желточного пузыря (в который широким отверстием открывается средняя кишка), *h* прямая кишка.

Рис. 354 - Та же кишка справа. *a* легкие, *b* желудок, *c* печень, *d* желточно-кишечный тракт, *e* прямая кишка).

У *Amphioxus*, как и у *Ascidia* и *Enteropneusts*, сначала имеется только одна пара жаберных лепестков, а у *Copelata* (рис. 225) - одна пара на протяжении всей жизни. Но у первых их число постепенно увеличивается. У краниотов, однако, оно еще больше уменьшается. Циклостомы имеют от шести до восьми пар (рис. 247); некоторые из сельхий - шесть или семь пар, большинство рыб - четыре или пять пар. В зародыше человека и вообще высших позвоночных, где они появляются на ранней стадии, развиты только три или четыре пары. У рыб они сохраняются на протяжении всей жизни и служат выходом для воды, всасываемой ртом (рис. 249-251). Но они частично утрачиваются у амфибий и полностью у высших позвоночных. У них не осталось ничего, кроме реликта первой жаберной лепестки. Она формируется в часть органа слуха; из нее развиваются наружный меатус, барабанная полость и евстахиева труба. Мы уже рассматривали эти замечательные структуры, и нам остается лишь указать на тот интересный факт, что наше среднее и наружное ухо является модифицированным наследством от рыб. Бранхиальные дуги, разделяющие расщелины, также развиваются в очень разные части. У рыб они остаются жаберными дугами, поддерживающими дыхательные жаберные лепестки. То же самое происходит с низшими амфибиями, но у высших амфибий они претерпевают различные изменения, а у трех высших классов позвоночных (включая человека) из них развиваются подъязычная кость и ушные косточки. (Ср. с. 291.)

От первой жаберной дуги, от внутренней поверхности которой отходит мускулистый язык, происходит первая структура верхнечелюстного скелета - верхняя и нижняя челюсти, которые окружают рот и поддерживают зубы. Эти важные части полностью отсутствуют в двух низших классах позвоночных - *Acrania* и *Cyclostoma*. Они впервые появляются у самых ранних *Selachii* (рис. 248-251) и передаются от этой стволовой группы гнатостомов высшим позвоночным. Таким образом, первоначальное формирование скелета рта можно отнести к этим примитивным рыбам, от которых мы его унаследовали. Зубы развиваются из кожи, покрывающей челюсти. Поскольку вся ротовая полость берет начало от наружного покрова (рис. 350), зубы также должны происходить от него. При микроскопическом исследовании развития и более тонкой структуры зубов выясняется, что так оно и есть. Чешуя рыб, особенно акул (рис. 351), в этом отношении находится в том же положении, что и их зубы (рис. 252). Костное вещество зуба (дентин) развивается из кориума; его эмалевое покрытие является секретом эпидермиса, покрывающего кориум. То же самое происходит с кожными зубами или плакоидными чешуйками у сельхий. Сначала у *Selachii* и у самых ранних амфибий весь рот был вооружен этими кожными зубами. Впоследствии их образование ограничилось краями челюстей.

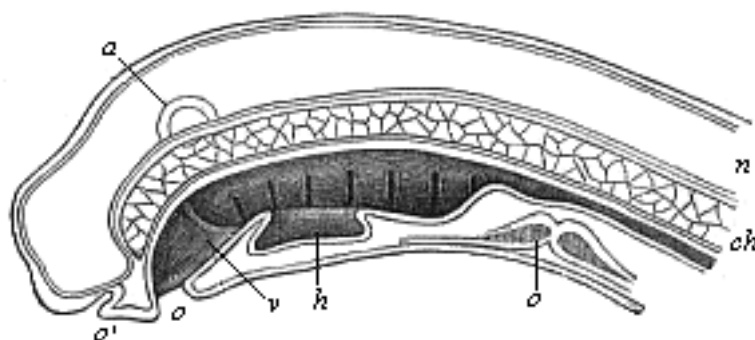


Рис. 355 - Средний **срез головы петромизона-ларвы**. (Из Гегенбаура.) *h* гипобранхиальная борозда (над ней в пищеводе видны внутренние отверстия семи жаберных лепестков), *v* велум, *o* рот, *c* сердце, *a* слуховой пузырек, *n* нервная трубка, *ch* хорда.

Таким образом, наши человеческие зубы по отношению к своему первоисточнику представляют собой видоизмененные рыбы чешуйки. По той же причине мы должны рассматривать слюнные железы, которые открываются в рот, как эпидермические железы, поскольку они образуются не из железистого слоя кишечника, как остальные пищеварительные железы, а из эпидермиса, из роговой пластинки наружного зародышевого слоя. Естественно, в гармонии с этой эволюцией рта слюнные железы генетически принадлежат к одной серии с потогонными, сальными и молочными железами.

Таким образом, пищеварительный канал человека по своему первоначальному строению прост, как примитивный кишечник гастролы. Позже он напоминает кишечник самых ранних *Vermalia* (*Gastrotricha*). Затем он делится на два отдела - передний, или ветвистый, и задний, или печеночный, как пищеварительный канал *Balanoglossus*, *Ascidia* и *Amphioxus*. С образованием челюстей и бранхиальных дуг он превращается в настоящий рыбий кишечник (*Selachii*). Но ветвистая кишка, единственная реминисценция наших предков-рыб, впоследствии атрофируется как таковая. Оставшиеся его части преобразуются в совершенно другие структуры.

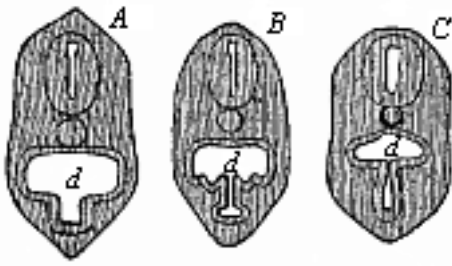


Рис. 356 - Поперечный **разрез головы петромизона-ларвы**. (Из Гегенбаура.) Под глоткой (*d*) мы видим гипобранхиальную борозду; над ней - хорду и нервную трубку. А, В, С - стадии сужения.

Но, хотя передний отдел пищеварительного канала, таким образом, полностью утрачивает свой первоначальный характер ветвистого кишечника, он сохраняет физиологический характер дыхательного кишечника. Теперь мы с удивлением обнаруживаем, что постоянный орган дыхания высших позвоночных - легкие - развивается из этой первой части пищеварительного канала. Наши легкие, трахея и гортань формируются из вентральной стенки бронхиального кишечника. Весь дыхательный аппарат, занимающий большую часть грудной полости взрослого человека, сначала представляет собой лишь небольшую пару пузырьков или мешочков, которые вырастают из дна головного отдела кишечника сразу за жабрами (рис. 354 с, 147 l). Эти везикулы есть у всех позвоночных, кроме двух низших классов - *Acrania* и *Cyclostomes*. У низших позвоночных они развиваются не в легкие, а в большой наполненный воздухом мочевой пузырь, который занимает значительную часть полости тела и имеет совершенно иное назначение. Он служит не для дыхания, а для осуществления плавательных движений вверх и вниз и представляет собой своего рода гидростатический аппарат - плавающий мочевой пузырь рыб (*nectocystis*, р. 233). Однако легкие человека и всех дышащих воздухом позвоночных развиваются из того же простого везикулярного придатка головного отдела кишечника, который становится плавающим пузырем у рыб.

Сначала этот пузырь не имеет дыхательной функции, а просто действует как гидростатический аппарат для увеличения или уменьшения удельного веса тела. Рыбы, у которых плавательный пузырь полностью развит, могут сжимать его и таким образом конденсировать содержащийся в нем воздух. Воздух также иногда выходит из пищеварительного канала через воздуховод, соединяющий плавающий пузырь с глоткой, и выбрасывается через рот. Это уменьшает размер мочевого пузыря, поэтому рыба становится тяжелее и тонет. Когда она хочет снова подняться, мочевой пузырь расширяется за счет ослабления давления. У многих *Crossopterygii* стенка мочевого пузыря покрыта костными пластинами, как у триасовой *Undina* (рис. 254).

У диплодоков этот гидростатический аппарат начинает превращаться в орган дыхания; кровеносные сосуды в стенке мочевого пузыря теперь не только выделяют воздух сами, но и впускают свежий воздух через воздуховод. Этот процесс достигает своего полного развития у земноводных (*Amphibia*). У них плавательный пузырь превратился в легкие, а воздухопровод - в трахею. Легкие земноводных передались трем высшим классам позвоночных. У низших *Amphibia* легкие с обеих сторон все еще представляют собой очень простые прозрачные мешочки с тонкими стенками, как у обыкновенной водной саламандры, тритона. Они все еще полностью напоминают плавательный пузырь рыб. Правда, у *Amphibia* два легких - правое и левое. Но у многих рыб (например, ранних ганоидов) плавательный

пузырь тоже двойной и делится на правую и левую половину. С другой стороны, у *Ceratodus* легкое одно (рис. 257).



Рис. 357 - Грудные и брюшные внутренние двенадцатинедельного эмбриона человека. (Из *Kölliker*.) Голова опущена. Брюшная и грудная стенки удалены. Большая часть полости тела занята печенью, из средней части которой выступают секума и паразитарный отросток. Над диафрагмой, посередине, находится коническое сердце; справа и слева от него - два небольших легких.

У эмбриона человека и всех других амниот легкие развиваются из задней части вентральной стенки головного отдела кишечника (рис. 149). Сразу же за одиночной структурой щитовидной железы от пищевода отделяется срединный желобок - зачаток трахеи. Из ее заднего конца развивается пара пузырьков - простых трубчатых зачатков правого и левого легких. Впоследствии они значительно увеличиваются в размерах, заполняют большую часть грудной полости и принимают между собой сердце. Даже у лягушек мы видим, что простой мешок превратился в губчатое тело из своеобразной пенистой ткани. Изначально короткое соединение легочных мешков с головным отделом кишечника расширяется в длинную тонкую трубку. Это ветряная трубка (трахея); вверху она открывается в пищевод, а внизу делится на две ветви, которые идут к двум легким. В стенке трахеи развиваются круглые хрящи, которые удерживают ее в открытом состоянии. На ее верхнем конце, под глоточным отверстием, формируется гортань - орган голоса и речи. Гортань находится на разных стадиях развития у амфибий, и сравнительные анатомы могут проследить прогрессивный рост этого важного органа от рудиментарной структуры низших амфибий до сложного и тонкого голосового аппарата, который мы имеем в гортани человека и птиц.

Здесь мы должны упомянуть об интересном рудиментарном органе дыхательной системы - щитовидной железе, большой железе, расположенной перед гортанью, которая находится ниже "адамова яблока" и часто особенно развита у мужчин. Она выполняет определенную, еще не до конца понятную функцию в питании организма и возникает у эмбриона путем сдавливания нижней стенки глотки. Во многих горнодобывающих районах щитовидная железа подвержена болезненному увеличению и образует зоб - нарост, свисающий на переднюю часть шеи. Но гораздо интереснее филогенетическая картина. Как показал Вильгельм Мюллер из Йены, этот рудиментарный орган является последним реликтом гипобранхиальной бороздки, которую мы рассматривали в предыдущей главе и которая проходит по средней линии жаберной щели у *Ascidia* и *Amphioxus* и доставляет пищу в желудок (см. с. 184, рис. 246). В своем первоначальном виде он сохранился у личинок цикlostомов (рис. 355, 356).

Второй отдел пищеварительного канала, стволовая или печеночная кишка, претерпевает у наших позвоночных предков не менее значительные изменения, чем первый отдел. Прослеживая дальнейшее развитие этой пищеварительной части кишечника, мы обнаруживаем, что самые сложные и развитые органы происходят от очень рудиментарной первоначальной структуры. Для наглядности мы можем разделить пищеварительный тракт на три отдела: передний (с пищеводом и желудком), средний (двенадцатиперстная кишка с печенью, поджелудочной железой, тощей и подвздошной кишками) и задний (толстая и прямая кишки). Здесь мы снова видим везикулярные выросты или придатки первоначально простой кишки, развивающиеся в разнообразные органы. Две из этих эмбриональных структур, желточный мешок и аллантаис, нам уже известны. Две большие железы, открывающиеся в двенадцатиперстную кишку, - печень и поджелудочная железа - являются выростами средней и самой важной части ствола-кишки.

Сразу за везикулярными зачатками легких идет участок пищеварительного канала, образующий желудок (рис. 353 d, 354 b). Этот мешковидный орган, отвечающий главным образом за растворение и переваривание пищи, не имеет у низших позвоночных того большого физиологического значения и того сложного характера, который он имеет у высших. У *Acrania* и *Cyclostomes*, а также у ранних рыб мы едва ли можем различить настоящий желудок; он представлен лишь коротким участком от бранхиального до печеночного кишечника. У некоторых других рыб желудок также представляет собой лишь очень простое веретенообразное расширение в начале пищеварительного отдела кишечника, идущее прямо спереди назад в срединной плоскости тела, под позвоночным столбом. У млекопитающих его первое строение так же рудиментарно, как и у предыдущих. Но вскоре различные его части начинают развиваться. Поскольку левая сторона веретенообразного мешка растет гораздо быстрее, чем правая, и одновременно значительно поворачивается вокруг своей оси, он вскоре оказывается расположенным косо. Верхний конец больше отклоняется влево, а нижний - вправо. Передний конец вытягивается в более длинный и узкий канал пищевода. Под ним слева выпячивается слепой мешок (*fundus*) желудка, и таким образом постепенно развивается более поздняя форма (рис. 349, 184 e). Первоначальная продольная ось становится косою, опускаясь внизу влево и поднимаясь вправо, и все ближе и ближе подходит к поперечному положению. В наружном слое стенки желудка из слоя кишечной клетчатки развиваются мощные мышцы, осуществляющие пищеварительные движения. Во внутреннем слое из кишечной клетчатки образуется ряд мелких железистых трубочек - пептических желез, выделяющих желудочный сок. На нижнем конце желудочного мешка развивается клапан, отделяющий его от двенадцатиперстной кишки (пилорус, рис. 349 d).

Под желудком теперь развивается непропорционально длинный участок тонкой кишки. Развитие этого отдела очень простое и заключается, в основном, в чрезвычайно быстром и значительном росте в длину. Сначала он очень короткий, прямой и простой. Но сразу же за желудком мы находим на ранней стадии подковообразный изгиб и петлю кишки, что связано с отделением пищеварительного канала от желточно-кишечного тракта и развитием первой брыжейки. Тонкая нежная мембрана, прикрепляющая эту петлю к вентральной стороне позвоночного столба и заполняющая внутренний изгиб подковообразного образования, является первым зачатком брыжейки (рис. 147 г). На ранней стадии мы обнаруживаем значительный рост тонкой кишки; она вынуждена сворачиваться в несколько петель. Различные отделы, которые мы должны различать в ней, дифференцируются очень просто: двенадцатиперстная кишка (рядом с желудком), следующая за ней длинная тощая кишка и последний отдел тонкой кишки - подвздошная кишка.

Из двенадцатиперстной кишки развиваются две большие железы, о которых мы уже упоминали, - печень и поджелудочная железа. Печень сначала появляется в виде двух маленьких мешочков, которые находятся справа и слева сразу за желудком (рис. 353 f, 354 c). У многих низших позвоночных они долгое время остаются раздельными (у *Myxinoides* - всю жизнь) или лишь несовершенно соединенными. У высших позвоночных они вскоре более или менее полностью сливаются и образуют один большой орган. Поначалу печень растет очень быстро. У человеческого эмбриона она так сильно увеличивается на втором месяце развития, что на третьем занимает гораздо большую часть полости тела (рис. 357). Сначала обе половины развиваются одинаково, но затем левая значительно отстает от правой. Вследствие несимметричного развития и поворота желудка и других брюшных внутренностей вся печень теперь оттеснена на правую сторону. Хотя печень впоследствии не растет так непропорционально, у эмбриона в конце беременности она сравнительно больше, чем у взрослого. Ее вес по отношению к весу всего тела составляет 1 : 36 у взрослого и 1 : 18 у эмбриона. Поэтому она имеет очень важное физиологическое значение в период эмбриональной жизни; в основном она участвует в образовании крови, а не в выделении желчи.

Сразу же за печенью из двенадцатиперстной кишки развивается вторая крупная висцеральная железа - поджелудочная железа или сладкий хлеб. Она отсутствует у большинства низших классов позвоночных и впервые обнаружена у рыб. Этот орган также является выростом кишечника.

Последний отдел пищеварительного канала, толстая кишка, сначала у эмбриона представляет собой очень простую, короткую и прямую трубку, которая открывается позади ануса. Она остается такой на протяжении всей жизни у низших позвоночных. Но у млекопитающих она значительно увеличивается, сворачивается в различные складки и делится на два отдела, первый и более длинный из которых - толстый, а второй - прямой. В начале толстой кишки находится клапан (*valvula Bauhini*), который отделяет ее от тонкой кишки. Сразу за ним расположено мешковидное образование, которое расширяется и превращается в кишку (рис. 357 v). У растительноядных млекопитающих он очень велик, а у плотоядных очень мал или полностью атрофирован. У человека и большинства приматов широкой является только первая часть цекума; слепая конечная часть его очень узкая и, по-видимому, впоследствии является лишь бесполезным придатком первой. Этот "паразитарный придаток" очень интересен как рудиментарный орган. Единственное значение его для человека заключается в том, что нередко в его узкую полость проникает вишневая косточка или другое твердое и неперевариваемое вещество и, вызывая воспаление и нагноение, приводит к смерти вполне здоровых людей. Телеологии очень трудно дать рациональное объяснение и приписать благодетельному Провидению этот страшный аппендицит. У наших растительноядных предков этот рудиментарный орган был гораздо больше и выполнял полезную функцию.

Наконец, важными придатками пищеварительной трубки являются мочевой пузырь и уретра, которые относятся к алиментарной системе. Эти мочевые органы, служащие резервуаром и протоком для мочи, выделяемой почками, происходят из самой внутренней части аллантоидной педикулы. У *Dipneusts* и *Amphibia*, у которых аллантоический мешок появляется впервые, он остается внутри полости тела и полностью выполняет функции мочевого пузыря. Но у всех *Amniotes* он растет далеко за пределы полости тела зародыша и образует большой эмбриональный "примитивный пузырь", из которого у высших млекопитающих развивается плацента. Он утрачивается при рождении. Но длинный стебель или ножка аллантоиса остается и образует своей верхней частью среднюю везико-

умбикальную связку - рудиментарный орган, идущий в виде прочной нити от вершины мочевого пузыря к пупку. Самая нижняя часть аллантоической ножки (или "урахус") остается полой и образует мочевой пузырь. Сначала он открывается в последний отдел кишечника у человека, как и у низших позвоночных; таким образом, возникает настоящая клоака, отводящая и мочу, и экскременты. Но среди млекопитающих эта клоака постоянна только у Monotremes, как и у всех птиц, рептилий и амфибий. У всех остальных млекопитающих (сумчатых и плацентарных) впоследствии образуется поперечная перегородка, которая отделяет мочеполювое отверстие спереди от анального отверстия сзади. (Ср. с. 249 и главу 29).

Глава XXVIII. ЭВОЛЮЦИЯ СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

Использование нашего биогенетического закона до сих пор дает читателю представление о том, насколько мы можем доверять его руководству в филогенетическом исследовании. Это значительно отличается в различных системах органов; причина в том, что наследственность и изменчивость в этих системах имеют очень разный диапазон. В то время как некоторые из них точно сохраняют первоначальное палингенетическое развитие, унаследованное от более ранних животных предков, другие не обнаруживают следов этой жесткой наследственности; они скорее склонны следовать новым и дивергентным *кеногенетическим* линиям развития в результате адаптации. Органы первого типа представляют собой *консервативный* элемент в многоклеточном состоянии человеческого каркаса, а второго - *прогрессивный*. Ход исторического развития является результатом соотношения этих двух тенденций, и их необходимо тщательно различать.

Пожалуй, нет другой системы органов в человеческом теле, в которой это было бы более необходимо, чем в той, которую мы сейчас рассмотрим в неясном развитии - сосудистой системе, или аппарате кровообращения. Если бы мы делали выводы об изначальных особенностях наших ранних животных предков только на основании явлений развития этой системы в зародыше человека и других высших позвоночных, мы были бы полностью введены в заблуждение. Благодаря ряду важных эмбриональных адаптаций, главной из которых является формирование обширного пищевого желтка, первоначальный ход развития сосудистой системы был настолько фальсифицирован и урезан у высших позвоночных, что в их эмбриологии практически не осталось некоторых основных филогенетических признаков. Мы были бы совершенно не в состоянии объяснить их, если бы сравнительная анатомия и онтогенез не пришли нам на помощь.

Сосудистая система человека и всех Craniotes представляет собой сложный аппарат полостей, заполненных соками или жидкостями, содержащими клетки. Эти "сосуды" (*vascula*) играют важную роль в питании организма. Они частично проводят питательную красную кровь к различным частям тела (кровеносные сосуды), частично поглощают из кишечника белый хилез, образующийся при пищеварении (хилезные сосуды), а частично собирают отработанные соки и отводят их от тканей (лимфатические сосуды). С последними связаны крупные полости тела, особенно полость тела, или келома. По лимфатическим сосудам в венозную часть кровообращения поступает как бесцветная лимфа, так и белый хилез. Лимфатические железы являются производителями новых клеток крови, с ними связана селезенка. Центром движения жидкостей является сердце - мощный мышечный мешок, который регулярно сокращается и оснащен клапанами, как насос. Эта постоянная и

устойчивая циркуляция крови делает возможным сложный обмен веществ у высших животных.

Но как бы ни была важна сосудистая система для более развитых, крупных и высокодифференцированных животных, она вовсе не является таким уж незаменимым элементом животной жизни, как принято считать. Более древняя медицинская наука считала кровь настоящим источником жизни. Даже в распространенных до сих пор путаных представлениях о наследственности кровь играет главную роль. Люди говорят о полнокровии, полукровке и т. д. и полагают, что наследственная передача определенных качеств "лежит в крови". Неверность этих представлений хорошо видна из того факта, что в акте генерации кровь родителей не передается потомству напрямую, как и кровь зародыша на ранних стадиях его развития. Мы уже видели, что не только дифференциация четырех вторичных зародышевых слоев, но и первые структуры главных органов в зародыше всех позвоночных происходят задолго до того, как появляются какие-либо следы сосудистой системы - сердца и крови. В соответствии с этим онтогенетическим фактом, мы должны рассматривать сосудистую систему как один из самых поздних органов с филогенетической точки зрения; точно так же, как мы обнаружили, что пищеварительный канал является одним из самых ранних. В любом случае, сосудистая система возникла гораздо позже, чем пищеварительная.

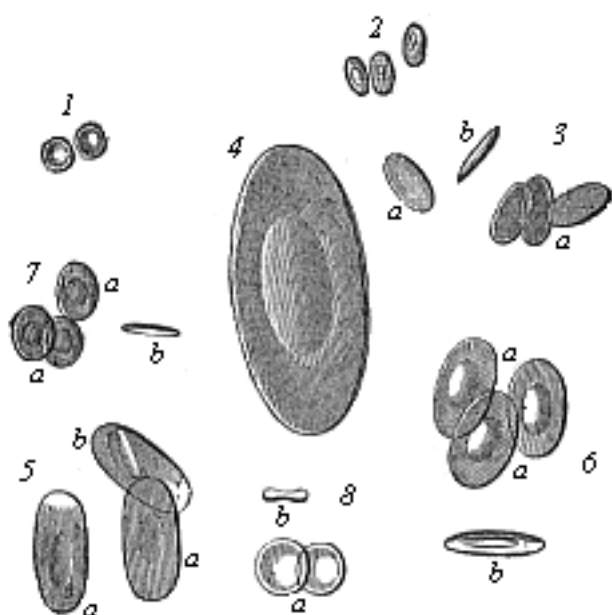


Fig. 358

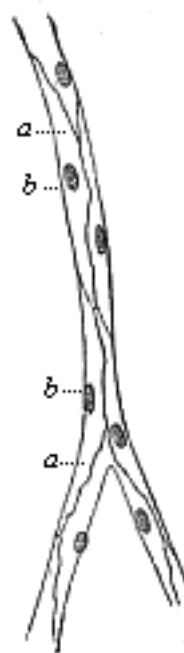


Fig. 359

Рис. 358 - Красные **кровяные тельца различных позвоночных** (в одинаковом увеличении). 1. человек, 2. верблюд, 3. голубь, 4. протеус, 5. водная саламандра (*Triton*), 6. лягушка, 7. дербник (*Cobitis*), 8. минога (*Petromyzon*). *a* - поверхностный вид, *b* - краевой вид. (Из Вагнера.)

Рис. 359 - Сосудистые **ткани или эндотелий** (*vasalium*). Капилляр из брыжейки. *a* сосудистые клетки, *b* их ядра.

Важная питательная жидкость, которая циркулирует в виде крови и лимфы по сложным каналам нашей сосудистой системы, - это не прозрачная, простая жидкость, а очень сложный химический сок с миллионами плавающих в нем клеток. Эти клетки крови так же важны в сложной жизни высшего животного организма, как денежный оборот для торговли цивилизованного общества. Как граждане удовлетворяют свои потребности с помощью

денежного обращения, так и различные клетки тканей, микроскопические граждане многоклеточного человеческого тела, получают пищу благодаря циркулирующим в крови клеткам. Эти клетки крови (*гемоциты*) у человека и всех других представителей семейства Членистоногих бывают двух видов: красные клетки (*родоциты* или *эритроциты*) и бесцветные или лимфоидные клетки (*лейкоциты*). Красный цвет крови обусловлен большим скоплением первых, остальные циркулируют среди них в гораздо меньшем количестве. Когда количество бесцветных клеток увеличивается за счет красных, возникает анемия (или хлороз).

Лимфоидные клетки (*лейкоциты*), обычно называемые "белыми тельцами" крови, филогенетически старше и шире распространены в животном мире, чем красные. У подавляющего большинства беспозвоночных, которые обзавелись самостоятельной сосудистой системой, в циркулирующей жидкости присутствуют только бесцветные лимфоидные клетки. Исключение составляют Немертины (рис. 358) и некоторые группы Аннелид. Когда мы рассматриваем бесцветную кровь рачка или улитки (рис. 358) под мощным микроскопом, то обнаруживаем в каждой капле множество подвижных лейкоцитов, которые ведут себя подобно самостоятельным амебам (рис. 17). Подобно этим одноклеточным простейшим, бесцветные клетки крови медленно ползут по организму, их бесформенное плазматическое тело постоянно меняет свою форму и вытягивает пальцеобразные отростки то в одну, то в другую сторону. Как и амёбы, они принимают частицы в свое клеточное тело. За эту особенность амёбоидные плазмиды называют "поедающими клетками" (*фагоцитами*), а за их движения - "передвигающимися клетками" (*планоцитами*). Открытия последних десятилетий показали, что эти лейкоциты имеют наибольшее физиологическое и патологическое значение для организма. Они могут поглощать твердые или растворенные частицы из стенки кишечника и переносить их в кровь в хиле; они могут поглощать и удалять непригодные вещества из тканей. Когда они в большом количестве проходят через мелкие поры капилляров и скапливаются в раздраженных местах, то вызывают воспаление. Они могут поглощать и уничтожать бактерии - страшные переносчики инфекционных заболеваний; но они также могут переносить эти вредные *Мопега* в другие регионы и таким образом расширять сферу заражения. Вероятно, чувствительные и подвижные лейкоциты наших беспозвоночных предков на протяжении миллионов лет активно участвовали в филогенезе прогрессирующей организации животных.

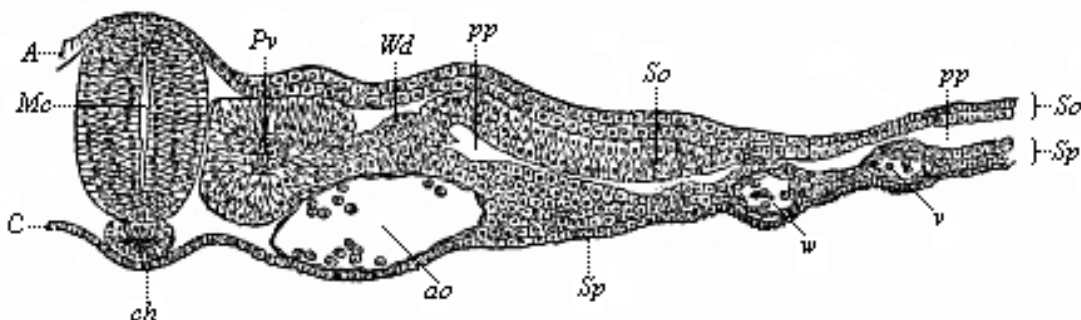


Рис. 360 - Поперечный **разрез ствола эмбриона цыпленка** в возрасте 45 часов (по Бальфуру). Эктодерма (роговая пластинка), *Mc* продолговатая трубка, хорда, *C* энтодерма (слой кишечной железы), *Пв* примитивный сегмент (эписомит), *Зд* проренальный проток, *Пл* кейлома (вторичная полость тела). *So* слой кожных волокон, *Sp* слой кишечных волокон, *v* кровеносные сосуды в последних, *ao* примитивные аорты, содержащие красные кровяные тельца.

Эритроциты имеют гораздо более ограниченную сферу распространения и деятельности. Но и они очень важны в связи с некоторыми функциями кранио-организма, особенно с обменом газов или дыханием. Клетки темно-красной, карбонизированной или венозной крови, поглотившие углекислый газ из животных тканей, отдают его в органы дыхания; вместо него они получают свежий кислород и таким образом приобретают ярко-красный цвет, который отличает окисленную или артериальную кровь. Красное красящее вещество крови (*гемоглобин*) регулярно распределяется в порах их протоплазмы. Эритроциты большинства позвоночных представляют собой эллиптические плоские диски и заключают в себе ядро такой же формы; они сильно различаются по размеру (рис. 358). Млекопитающие отличаются от других позвоночных круглой формой своих двояковогнутых красных клеток и отсутствием ядра (рис. 1); лишь у нескольких родов сохранилась эллиптическая форма, унаследованная от рептилий (рис. 2). У зародышей млекопитающих эритроциты имеют ядро и способны увеличиваться путем расщепления (рис. 10).

Происхождение кровяных клеток и сосудов у эмбриона, их связь с зародышевыми слоями и тканями - одна из самых сложных проблем онтогенеза, тех неясных вопросов, по которым самые компетентные ученые до сих пор высказывают самые противоречивые мнения. В целом, несомненно, что большая часть клеток, составляющих сосуды и их содержимое, происходит из мезодермы - фактически, из слоя кишечных волокон; именно по этой причине Бэр дал название "сосудистый слой" этому висцеральному слою колеомы. Но другие важные наблюдатели говорят, что часть этих клеток происходит из других зародышевых слоев, особенно из слоя кишечной железы. Похоже на правду, что кровяные клетки могут образовываться из клеток энтодермы еще до развития мезодермы. Если мы рассмотрим срезы цыплят, самых ранних и наиболее знакомых нам объектов эмбриологии, то обнаружим на ранней стадии уже описанные нами "примитивные аорты" (рис. 360 *ао*) в вентральном углу между эписомой (*Pv*) и гипосомой (*Sp*). Тонкая стенка этих первых сосудов амниот состоит из плоских клеток (*эндотелия* или *сосудистого эпителия*); жидкость внутри уже содержит множество красных кровяных телец; оба сосуда развились из слоя кишечных волокон. То же самое происходит и с сосудами зародышевой зоны (рис. 361 *в*), которые лежат на энтодермической мембране желточного мешка (*в*). Эти особенности еще более отчетливо видны на поперечном разрезе утиного эмбриона на рис. 152. Здесь мы ясно видим, как множество звездчатых клеток исходит из "сосудистого слоя" и распространяется во всех направлениях в "первичной полости тела", т. е. в пространствах между зародышевыми слоями. Часть этих перемещающихся клеток собирается вместе и выстраивает стенки больших пространств, образуя первые сосуды; другие попадают в полость, живут в заполняющей ее жидкости и размножаются путем расщепления - первые клетки крови.

Но, кроме этих мезодермических клеток собственно "сосудистого слоя", в образовании крови у меробластических позвоночных (особенно рыб) принимают участие и другие подвижные клетки, происхождение и назначение которых пока неясны. Главными из них являются те, которые Рюккерт наиболее метко назвал "мероцитами". Эти "едящие желточные клетки" в большом количестве встречаются в пищевом желтке селяхий, особенно в желточной стенке - пограничной зоне зародышевого диска, в которой впервые развивается эмбриональная сосудистая сеть. Ядра мероцитов становятся в десять раз крупнее обычного клеточного ядра и отличаются сильной способностью принимать цвет или особым богатством хроматина. Их протоплазматическое тело напоминает звездчатые клетки костной ткани (астроциты) и ведет себя подобно корневищу (например, *Gromia*); оно высылает по всему периметру множество звездчатых отростков, которые разветвляются и тянутся в окружающую пищу-желток. Эти изменчивые и очень подвижные отростки, псевдоподии мероцитов, служат как для передвижения, так и для добывания пищи; как и у настоящих

ризопод, они окружают твердые частицы пищи (гранулы и пластинки желчи) и накапливают вокруг своего ядра полученную и переваренную пищу. Поэтому мы можем рассматривать их и как клетки-пожиратели (*фагоциты*), и как клетки-путешественники (*планоциты*). Их живое ядро быстро и часто многократно делится, так что за короткое время образуется несколько новых ядер; каждое свежее ядро, окружая себя мантией протоплазмы, дает новую клетку для строительства зародыша. Их происхождение до сих пор вызывает много споров.

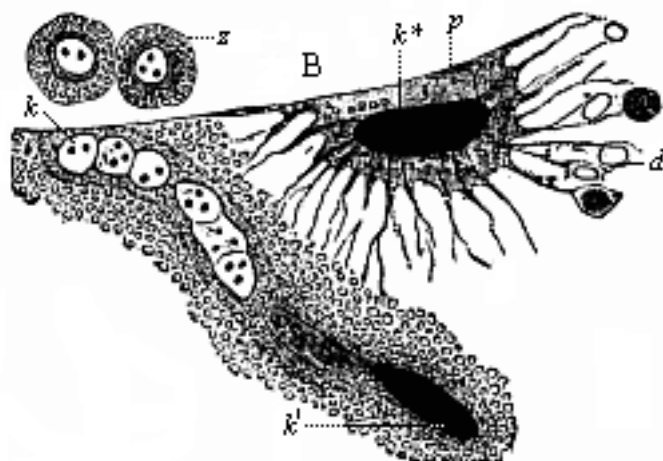


Рис. 361 - Мероциты **эмбриона акулы**, ризоподоподобные желточные клетки под эмбриональной полостью (Б). (Из Рюккертa). *z* две эмбриональные клетки, *k* ядра мероцитов, которые блуждают в желтке и питаются маленькими желточными пластинками (*d*), *k* более мелкие, поверхностные, светлые ядра, *k'* более глубокое ядро, находящееся в процессе расщепления, *k** заполненное хроматином пограничное ядро, освобожденное от окружающего желтка, чтобы показать многочисленные псевдоподии протоплазматического клеточного тела.

Половина из двенадцати стеблей животного мира не имеет кровеносных сосудов. Впервые они появляются у *Vermalia*. Их самый ранний источник - первичная полость тела, простое пространство между двумя первичными зародышевыми слоями, которое либо является реликтом сегментационной полости, либо представляет собой последующее образование. Амебоидные планоциты, которые мигрируют из энтодермы и достигают этой заполненной жидкостью первичной полости, живут и размножаются в ней, образуя первые бесцветные клетки крови. Сосудистую систему в этой очень простой форме мы находим сегодня у *Bryozoa*, *Rotatoria*, *Nematoda* и других низших *Vermalia*.

Первым шагом в совершенствовании этой примитивной сосудистой системы является формирование более крупных каналов или кровеносных трубок. Пространства, заполненные кровью, - реликты первичной полости тела - получают специальную стенку. "Кровеносные сосуды" такого рода (в более узком смысле) встречаются у высших червей в различных формах, иногда очень простых, иногда очень сложных. Форма, которая, вероятно, была зачатком сложной сосудистой системы позвоночных (и членистоногих), представлена двумя первичными основными сосудами - дорсальным, расположенным по средней линии дорсальной стенки кишечника, и вентральным, идущим спереди назад по средней линии его вентральной стенки. Из дорсального сосуда развивается аорта (или главная артерия), из вентрального - главная или подкишечная вена. Эти два сосуда соединены спереди и сзади петлей, которая проходит вокруг кишки. Кровь, содержащаяся в этих двух трубках, движется благодаря их перистальтическим сокращениям.

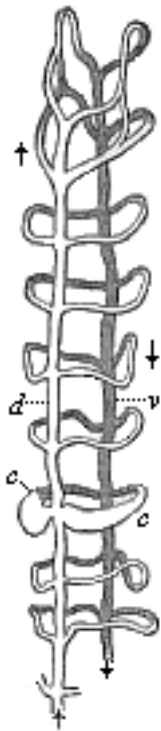


Рис. 362 - Сосудистая **система аннелиды** (*Sænuris*), передний срез. *d* - дорсальный сосуд, *v* - вентральный сосуд, *c* - поперечное соединение двух сосудов (увеличенное в форме сердца). Стрелки указывают направление тока крови. (Из Гегенбаура.

Самые ранние *Vermalia*, у которых мы впервые находим эту независимую сосудистую систему, - *Nemertina* (рис. 244). Как правило, они имеют три параллельных продольных сосуда, соединенных петлями, один дорсальный сосуд над кишечником и по паре боковых сосудов справа и слева. У некоторых *Nemertina* кровь уже окрашена, и красное красящее вещество - это настоящий гемоглобин, связанный с эллиптическими дисковидными клетками, как у позвоночных. О дальнейшей эволюции этой рудиментарной сосудистой системы можно судить по классу аннелид, у которых она находится на разных стадиях развития. Сначала образуется ряд поперечных связей между дорсальными и вентральными сосудами, которые кольцеобразно обходят кишечник (рис. 362). Другие сосуды врастают в стенку тела и разветвляются, чтобы доставлять к ней кровь. В дополнение к двум крупным сосудам средней плоскости часто имеются два боковых сосуда, один справа, другой слева, как, например, у пиявки. Четыре таких параллельных продольных сосуда есть у энтеропневстов (*Balanoglossus*, рис. 245). У этих важных *Vermalia* передний отдел кишечника уже превращен в жаберную щель, а сосудистые дуги, поднимающиеся в ее стенке от вентрального к дорсальному сосуду, стали ветвистыми сосудами.

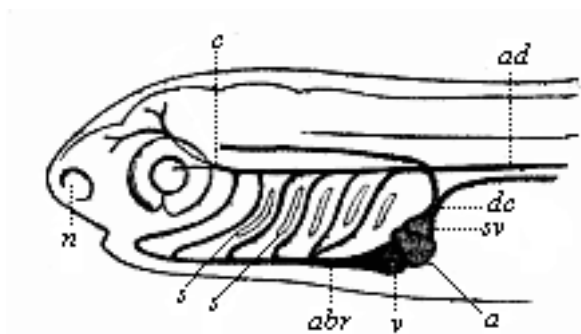


Рис. 363 - Голова **эмбриона рыбы** с рудиментарной сосудистой системой, слева. *dc* проток Кювье (место соединения передней и задней главных вен), *sv* венозный синус (расширенный конец протока Кювье), *a* ушко, *v* желудочек, *abr* ствол ветвистой артерии, *s* жаберные дуги (артериальные дуги между ними), *ad* аорта, *c* сонная артерия, *n* носовая ямка. (Из Гегенбаура.

Мы имеем еще одно важное достижение в отношении туникат, которых мы признали ближайшими кровными родственниками наших ранних позвоночных предков. Здесь мы впервые находим настоящее сердце - т.е. центральный орган кровообращения, гоняющий кровь в сосуды регулярными сокращениями своей мышечной стенки; оно имеет очень рудиментарный характер - веретенообразную трубку, переходящую с обоих концов в главный сосуд (рис. 221). По его первоначальному положению за жаберной щелью, на вентральной стороне туникат (иногда больше, иногда меньше, вперед), голова ясно показывает, что она образовалась в результате местного расширения участка вентрального сосуда. Мы уже обратили внимание на замечательное чередование направления кровотока: сердце гонит его сначала с одного конца, затем с другого, стр. 190. Это очень поучительно, поскольку у большинства червей (даже у *Enteropneust*) кровь в спинном сосуде движется сзади вперед, а у позвоночных - в обратном направлении. Так как сердце *Ascidia* устойчиво чередуется с одного направления на другое, оно в определенном смысле постоянно демонстрирует нам филогенетический переход от прежнего прямого направления спинного тока (у червей) к новому обратному (у позвоночных).

По мере того как новое направление становилось постоянным у ранних *Prochordonia*, давших начало стволу позвоночных, два сосуда, отходящие от обоих концов трубчатого сердца, приобретали фиксированную функцию. Передний отдел вентрального сосуда отныне всегда несет кровь от сердца и действует как артерия; задний отдел того же сосуда приносит кровь от тела к сердцу и становится веной. Учитывая их связь с двумя отделами кишечника, мы можем назвать последний кишечной веной, а первый - ветвистой артерией. Кровь, содержащаяся в обоих сосудах, а также в сердце, является венозной или карбонизированной, то есть богатой углекислотой; с другой стороны, кровь, проходящая из жабр в спинной сосуд, снабжается свежим кислородом - артериальной или окисленной кровью. Тончайшие ветви артерий и вен переходят друг в друга в тканях с помощью сети очень тонких, вентральных, волосовидных сосудов, или капилляров (рис. 359).

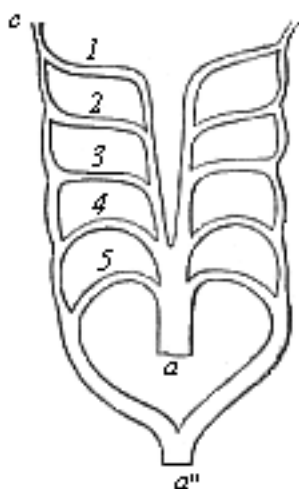


Fig. 364

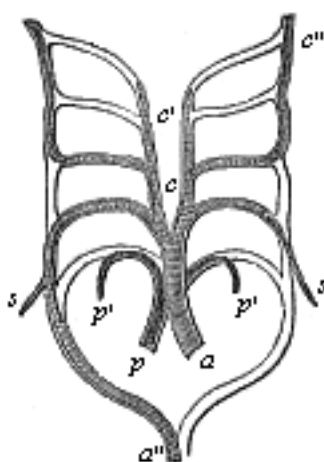


Fig. 365

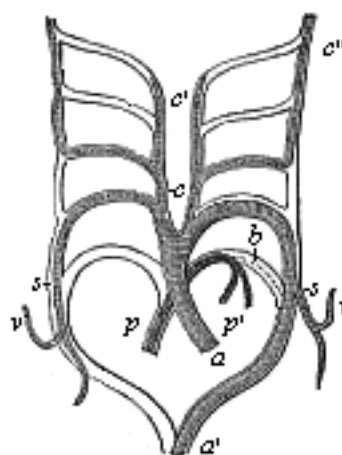


Fig. 366

Рис. 364 **Пять артериальных дуг краниотов (1-5)** в их первоначальном расположении. *a* артериальный конус или луковица, *a'* аорта-ствол, *s* сонная артерия (переднее продолжение корней аорты). (Из *Rathke*.)

Рис. 365 - **Пять артериальных дуг у птиц**; светлые части структуры исчезают, остаются только заштрихованные части. Буквы как на рис. 364. *s* подключичные артерии, *p* легочная артерия, *p'* ветви той же артерии, *s'* наружная сонная артерия, *s''* внутренняя сонная артерия. (Из *Rathke*.)

Рис. 366 - **Пять артериальных дуг млекопитающих**; буквы как на рис. 365. *v* позвоночная артерия, *b* Боталлов проток (открыт у эмбриона, закрыт впоследствии). (Из *Rathke*.)

Когда мы переходим от Tunicates к близкородственному Amphioxus, то сначала с удивлением обнаруживаем явный регресс в формировании сосудистой системы. Как мы уже видели, у амфиокса нет настоящего сердца; его бесцветная кровь движется по сосудистой системе за счет самого главного сосуда, который регулярно сокращается по всей длине (см. рис. 210). Спинной сосуд, расположенный над кишечником (аорта), получает артериальную кровь из жабр и направляет ее в тело. Возвращаясь отсюда, венозная кровь собирается в вентральном сосуде под кишечником (кишечная вена) и возвращается к жабрам. Ряд ветвистых сосудистых дуг, осуществляющих дыхание и поднимающихся в стенке ветвистого кишечника от брюшка к спине, поглощает кислород из воды и выделяет углекислоту; они соединяют вентральный сосуд со спинным. Поскольку тот же участок вентрального сосуда, который также образует сердце у краниотов, развился у аскидий в простое трубчатое сердце, мы можем рассматривать отсутствие его у амфиокса как результат дегенерации, возврата в данном случае к более ранней форме сосудистой системы, как мы находим ее у многих червей. Можно предположить, что Acrania, которые действительно принадлежат к нашей предковой серии, не разделяли этот регресс, а унаследовали однокамерное сердце Prochordonia и передали его непосредственно самым ранним краниотам (ср. идеальное примитивное позвоночное, *Prospondylus*, рис. 98-102).

Дальнейшая филогенетическая эволюция сосудистой системы раскрывается перед нами на примере сравнительной анатомии краниотов. На низшей стадии этой группы, у циклостомов, мы впервые находим дифференциацию сосудистой системы на два отдела: собственно кровеносные сосуды, которые разносят красную кровь по организму, и систему лимфатических сосудов, которые поглощают бесцветную лимфу из тканей и передают ее в кровь. Лимфатические сосуды, которые всасывают из кишечника и направляют в кровь молочную пищевую жидкость, образующуюся в процессе пищеварения, носят специальное название "хилезные сосуды". Если хилез имеет белый цвет из-за большого количества жировых частиц, то лимфа бесцветна. И хилез, и лимфа содержат бесцветные амебоидные клетки (лейкоциты, рис. 12), которые мы также находим в крови в виде бесцветных кровяных телец (или "белых телец"); но в крови также содержится гораздо большее количество красных телец, которые придают характерный цвет крови краниотов (родоциты, рис. 358). Различие между лимфой, хилой и кровеносными сосудами, которое наблюдается у всех Craniotes, можно рассматривать как результат разделения труда между различными отделами нашей первоначально простой сосудистой системы. У гнатостомов впервые появляется селезенка - орган, богатый кровью, главной функцией которого является экстенсивное образование новых бесцветных и красных клеток. Ее нет ни у Acrania и Cyclostomes, ни у беспозвоночных. Он передался от самых ранних рыб всем краниотам.

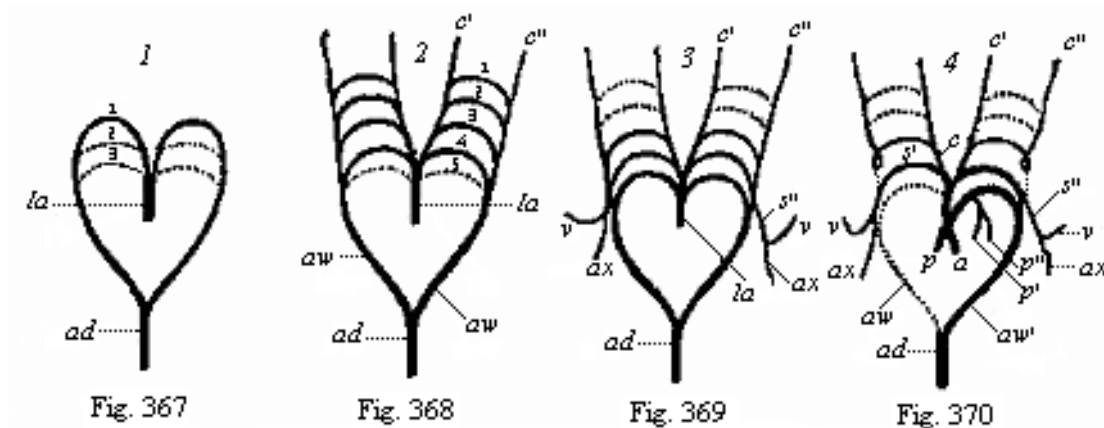


Рис. 367-70-Метаморфоз **пяти артериальных дуг у эмбриона человека** (схема из *Rathke*). *la* артериальный конус, 1, 2, 3, 4, 5 первая-пятая пара артерий, *ad* ствол аорты, *aw* корни аорты. На рис. 367 приведены только три, на рис. 368 - все пять аортальных дуг (развиты только пунктирные). На рис. 369 первые две пары снова исчезли. На рис. 370 показаны постоянные стволы артерий; пунктирные части исчезли, *s* подключичная артерия, *v* позвоночная, *ax* подмышечная, *c* сонная (*c'* наружная, *c''* внутренняя сонная), *p* легочная.

Сердце, центральный орган кровообращения у всех краниотов, также демонстрирует прогресс в строении у циклостомов. Простая веретенообразная сердечная трубка, одинаковая у зародышей всех черепных, у циклостомов разделена на два отдела или камеры, которые разделены парой клапанов. Задний отдел, ушко, принимает венозную кровь от тела и передает ее в передний отдел, желудочек. Из него она по стволу бранхиальной артерии (передний отдел вентрального сосуда или главной вены) поступает в жабры.

У селяхий артериальный конус развивается из переднего конца желудочка, как особое подразделение, отсекаемое клапанами. Он переходит в расширенное основание ствола бранхиальной артерии (рис. 363 *abr*). С каждой стороны от него отходят 5-7 артерий. Они поднимаются между жаберными щелями (*s*) на жаберных дугах, окружают пищевод и соединяются вверху в общий ствол-аорту, продолжение которого над кишечником соответствует дорсальному сосуду червей. Поскольку извилистые артерии на жаберных дугах разрастаются в сеть дыхательных капилляров, они содержат венозную кровь в нижней части (как дуги бранхиальной артерии) и артериальную кровь в верхней части (как дуги аорты). Места соединения различных дуг аорты справа и слева называются корнями аорты. Из первоначально большого числа аортальных дуг остается сначала шесть, а затем (вследствие дегенерации пятой дуги) только пять пар; из этих пяти пар (рис. 364) развиваются главные части артериальной системы у всех высших позвоночных.

Появление легких и связанного с ними атмосферного дыхания, которое мы впервые встречаем у диплодоков, является следующим важным шагом в эволюции сосудов. У диплодоков ушная раковина сердца разделена неполной перегородкой на две половины. Только правое ушко теперь получает венозную кровь из вен тела. В левую ушную раковину поступает артериальная кровь из легочных вен. Обе ушные раковины имеют общее отверстие в простой желудочек, где оба вида крови смешиваются и через артериальный конус или луковичу попадают в артериальные дуги. Из последних артериальных дуг выходят легочные артерии (рис. 365 *p*). Они направляют часть смешанной крови в легкие, а другая ее часть через аорту поступает в организм.

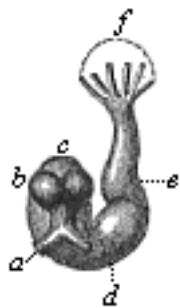


Fig. 371



Fig. 372

Рис. 371-Сердце **эмбриона кролика**, сзади. *a* вителлиновые вены, *b* ушные раковины сердца, *c* предсердие, *d* желудочек, *e* артериальная луковица, *f* основание трех пар артериальных дуг. (Из Бишоффа.)

Рис. 372-Сердце **того же эмбриона** (рис. 371), спереди. *v* вителлиновые вены, *a* ушко, *ca* ушковый канал, *l* левый желудочек, *r* правый желудочек, *ta* артериальная луковица. (Из Бишоффа.)

Начиная с отряда Dipneusts и далее, мы прослеживаем прогрессивное развитие сосудистой системы, которое заканчивается потерей ветвистого дыхания и полным разделением двух половин кровообращения. У Amphibia перегородка между двумя ушными раковинами является полной. На ранних стадиях развития, в виде головастика (рис. 262), у них еще сохраняется ветвистое дыхание и кровообращение рыб, а сердце содержит только венозную кровь. Затем развиваются легкие и легочные сосуды, и отныне желудочек сердца содержит смешанную кровь. У рептилий желудочек и его артериальный конус начинают делиться на две половины продольной перегородкой, и эта перегородка становится полной у высших рептилий и птиц, с одной стороны, и у стволовых форм млекопитающих - с другой. Отныне правая половина сердца содержит только венозную, а левая - только артериальную кровь, как мы видим у всех птиц и млекопитающих. Правое ушко получает карбонизированную или венозную кровь из вен тела, а правый желудочек гонит ее по легочным артериям в легкие. Отсюда кровь возвращается в виде окисленной или артериальной крови по легочным венам в левое ушко, а левый желудочек перегоняет ее в артерии тела. Между легочными артериями и венами находится капиллярная система малого или легочного кровообращения. Между артериями и венами тела находится капиллярная система большого или телесного кровообращения. Только у двух высших классов позвоночных - птиц и млекопитающих - мы находим полное разделение кровообращения. Более того, это полное разделение развивалось совершенно независимо в двух классах, о чем свидетельствует несхожее формирование аорты. У птиц *правая* половина четвертой артериальной дуги стала постоянной дугой (рис. 365). У млекопитающих она образовалась из *левой* половины той же четвертой дуги (рис. 366).

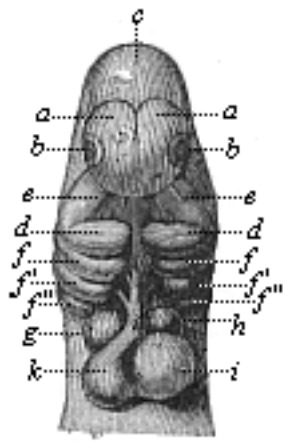


Fig. 373

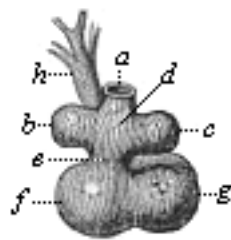


Fig. 374

Рис. 373 - Сердце и голова эмбриона собаки, спереди. *a* передний мозг, *b* глаза, *c* средний мозг, *d* примитивная нижняя челюсть, *e* примитивная верхняя челюсть, *f* жаберные дуги, *g* правая ушная раковина, *h* левая ушная раковина, *i* левый желудочек, *k* правый желудочек. (Из Бишоффа.)

Рис. 374-Сердце того же эмбриона собаки, сзади. *a* иносуляция вителлиновых вен, *b* левая ушная раковина, *c* правая ушная раковина, *d* ушная раковина, *e* ушной канал, *f* левый желудочек, *g* правый желудочек, *h* артериальная луковича. (Из Бишоффа.)

Если сравнить полностью развитую артериальную систему различных классов краниотов, то она демонстрирует большое разнообразие, но всегда исходит из одного и того же фундаментального типа. У человека она развивается так же, как и у других млекопитающих; в частности, модификация шести пар артериальных дуг одинакова у обоих (рис. 367-370). Сначала существует только одна пара арок, которая лежит на внутренней поверхности первой пары жаберных дуг. За ней развиваются вторая и третья пары арок (лежат на внутренней стороне второй и третьей жаберных дуг, рис. 367). Наконец, появляются четвертая, пятая, и шестая пары. Из шести примитивных артериальных дуг амниот три вскоре исчезают (первая, вторая и пятая); из оставшихся трех третья дает сонные артерии, четвертая - аорты, а шестая (номер 5 на рис. 364 и 368) - легочные артерии.

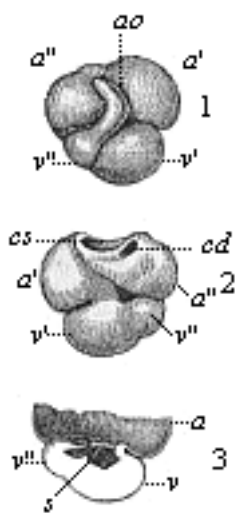


Fig. 375

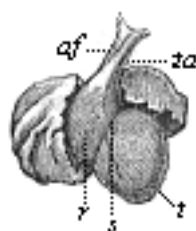


Fig. 376



Fig. 377

Рис. 375 - Сердце эмбриона человека в возрасте четырех недель; 1. вид спереди, 2. вид сзади, 3. вскрыто, верхняя половина предсердия удалена. *a'* левое ушко, *a''* правое ушко, *v'*

левый желудочек, *v'* правый желудочек, *ao* артериальная луковица, *c* верхняя полая вена (*cd* справа, *cs* слева), *s* зачаток межжелудочковой стенки. (Из Кёлликера.)

Рис. 376-Сердце **человеческого эмбриона** шестинедельного возраста, вид спереди. *r* правый желудочек, *t* левый желудочек, *s* борозда между желудочками, *ta* артериальная луковица, *af* борозда на ее поверхности; справа и слева - две большие ушные раковины. (Из Эккера.)

Рис. 377 - Сердце **эмбриона человека** в возрасте восьми недель, вид сзади. *a'* левое ушко, *a'* правое ушко, *v'* левый желудочек, *v'* правый желудочек, *cd* правая верхняя полая вена, *ci* нижняя полая вена. (Из Кёлликера.)

Сердце человека развивается так же, как и у других млекопитающих (рис. 378). Мы уже видели первые зачатки его эмбриологии, которая в основном соответствует его филогении (рис. 201, 202). Мы видели, что палингенетическая форма сердца представляет собой веретенообразное утолщение слоя кишечных волокон в вентральной стенке головного отдела кишечника. Затем эта структура углубляется, образует простую трубку, отделяется от места своего возникновения и отныне свободно лежит в сердечной полости. Вскоре трубка изгибается в форме буквы S и поворачивается по спирали вокруг воображаемой оси таким образом, что задняя часть оказывается на дорсальной поверхности передней части. Объединенные вителлиновые вены открываются в задний конец. От переднего конца отходят дуги аорты.

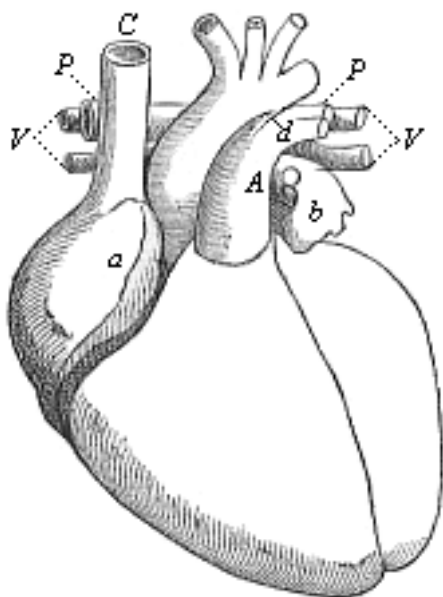


Рис. 378 Сердце **взрослого человека**, полностью развитое, вид спереди, естественное положение. *a* правое ушко (под ним правый желудочек), *b* левое ушко (под ним левый желудочек), *C* верхняя полая вена, *V* легочные вены, *P* легочная артерия, *d* проток Боталли, *A* аорта. (Из Мейера.)

Эта первая структура человеческого сердца, заключающая в себе очень простую полость, соответствует сердцу туники и является воспроизведением сердца *Prochordonia*, но теперь она делится на два, а впоследствии на три отдела; это напоминает нам на некоторое время сердце циклостомы и рыб. Спиральный поворот и изгиб сердца усиливается, и в то же время появляются два поперечных сужения, разделяющие его снаружи на три отдела (рис. 371, 372). Передний отдел, повернутый к вентральной стороне, от которого поднимаются аортальные дуги, воспроизводит артериальную луковицу сельхий. Средний отдел представляет собой простой желудочек, а задний, повернутый к спинной стороне, в который

впадают вителлиновые вены, - простое ушко (или *предсердие*). Последнее, как и простое предсердие рыбьего сердца, образует пару боковых расширений - ушек (рис. 371 б), а сужение между предсердием и желудочком называется ушным каналом (рис. 372 в). Сердце человеческого эмбриона теперь представляет собой полноценное рыбье сердце.

В полной гармонии с филогенией эмбриональное развитие человеческого сердца демонстрирует постепенный переход от рыбьего сердца, через амфибий и рептилий к форме млекопитающих. Наиболее важным моментом в этом переходе является образование продольной перегородки - сначала неполной, но затем полной, - которая разделяет все три отдела сердца на правую (венозную) и левую (артериальную) половины (см. рис. 373-378). Предсердие разделяется на правую и левую половины, каждая из которых вбирает в себя соответствующее ушко; в правое ушко открываются вены тела (верхняя и нижняя полые вены, рис. 375 в, 377 в); левое ушко принимает легочные вены. Таким же образом в желудочке вскоре появляется поверхностная межжелудочковая борозда (рис. 376 с). Это внешний признак внутренней перегородки, с помощью которой желудочек делится на два - правый венозный и левый артериальный желудочки. Наконец, продольная перегородка образуется в третьем отделе примитивного рыбообразного сердца - артериальной луковиче, внешне обозначаемой продольной бороздой (рис. 376 аф). Полость луковичи делится на две боковые половины: луковичу легочной артерии, которая открывается в правый желудочек, и луковичу аорты, которая открывается в левый желудочек. Когда все перегородки завершены, различают малое (легочное) и большое (корпусное) кровообращение; двигателем первого является правая половина, а второго - левая половина сердца.

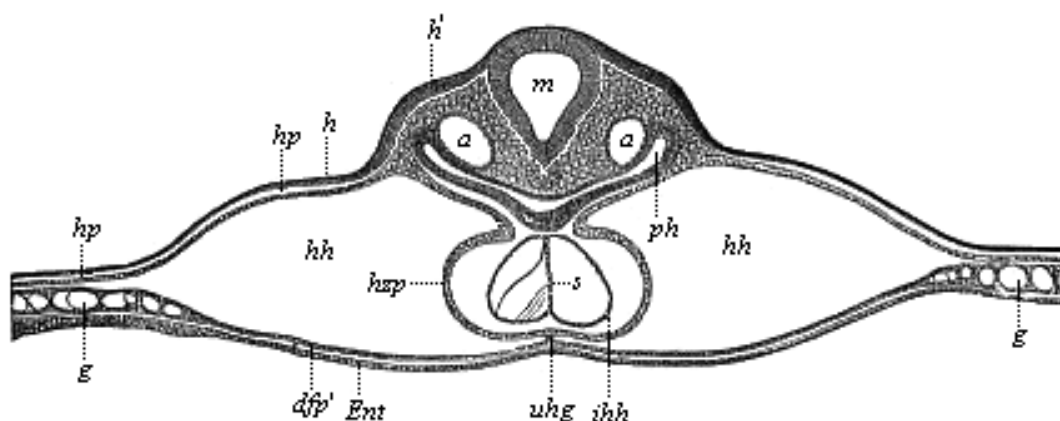


Рис. 379 - Поперечный **разрез затылка эмбриона цыпленка** в возрасте сорока часов (Из *Келликера*.) *m* продолговатый мозг, *ph* глоточная полость (голова-кишка), *h* роговая пластинка, *h'* более толстая ее часть, из которой впоследствии развиваются аускультативные ямки, *hp* кожно-волокнуистая пластинка, *hh* шейная полость (голова-колодец или кардиоцель), *hzp* сердечная пластинка (наружная мезодермальная стенка сердца), соединенная вентральным мезокардом (*uhg*) с кишечноволокнистым слоем или висцеральным слоем тельца (*dfp*prime;*), энтодерма, *ihh* внутренняя (энтодермическая?) стенкой сердца; две эндотелиальные сердечные трубки еще разделены кеногенетической перегородкой (*s*) амниот, *g* сосудов.

Сердце всех позвоночных первоначально принадлежит к гипосоме головы, и мы, соответственно, находим его в зародыше человека и всех других амниот прямо впереди на нижней стороне головы; так же как у рыб оно постоянно находится перед пищеводом. Затем он спускается в туловище, по мере развития шеи и груди, и, наконец, достигает груди, между двумя легкими. Сначала она лежит симметрично в средней плоскости тела, так что ее

длинная ось совпадает с осью тела. У большинства млекопитающих она постоянно остается в таком положении. Но у приматов ось начинает отклоняться, а верхушка сердца смещаться в левую сторону. Наибольшее смещение происходит у антропоидных обезьян - шимпанзе, гориллы и оранга, которые в этом похожи на человека.

Поскольку сердце всех позвоночных изначально, в свете филогенеза, является лишь локальным расширением средней главной вены, то в полном соответствии с биогенетическим законом его первая структура у эмбриона представляет собой простую веретенообразную трубку в вентральной стенке головного отдела кишечника. Тонкая мембрана, расположенная вертикально в средней плоскости, - мезокард - соединяет вентральную стенку головной кишки с нижней стенкой головы. По мере того как сердечная трубка расширяется и отделяется от стенки кишечника, она делит мезокард на верхнюю (дорсальную) и нижнюю (вентральную) пластинки (обычно называемые у человека *передним* и *задним мезокардом*, рис. 379 *ухг*). Мезокард разделяет две латеральные полости - "шейные полости" Ремака (рис. 379 *hh*). Эти полости впоследствии соединяются и образуют простую перикардиальную полость, поэтому Келлиker назвал их "примитивными перикардиальными полостями".

Двойная шейная полость у амниот очень интересна как с анатомической, так и с эволюционной точки зрения; она соответствует части гипосомитов головы низших позвоночных - той части вентрального тельца, которая находится рядом с "висцеральными полостями" Ван Вейха. Каждая из этих полостей по-прежнему свободно сообщается сзади с двумя брюшными полостями туловища; и так же, как они впоследствии объединяются в простую полость тела (вентральная брыжейка исчезает), то же самое происходит и в голове. Эта простая первичная перикардиальная полость была названа Гегенбауром "головной келомой", а Гертвигом - "перикардиальной грудной полостью". Поскольку теперь она окружает сердце, ее также можно назвать *кардиомиоцитом*.

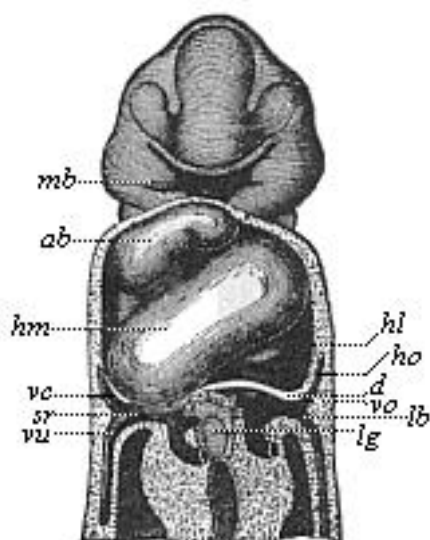


Рис. 380 - Фронтальный **разрез человеческого эмбриона** длиной в двенадцать дюймов в шейке; "изобрел" *Вильгельм Хис*. Изображен с вентральной стороны. *mb* ротовое отверстие, окруженное отростками ветвей, *ab* бульбус аорты, *hm* средняя часть желудочка, *hl* левая боковая часть того же желудочка, *ho* ушная раковина, *d* диафрагма, *vc* верхняя полая вена, *vi* пупочная вена, *vo* вителлиновое пространство, *lb* печень, *lg* печеночный проток.

Кардиоцель, или головной отдел, у амниот часто непропорционально велик: простая сердечная трубка значительно увеличивается и складывается в несколько складок. В

результате вентральная стенка эмбриона амниот между головой и пупком выталкивается наружу, как при разрыве (см. рис. 180 *h*). Поперечная складка вентральной стенки, принимающая все венозные стволы, открывающиеся в сердце, растет снизу между перикардом и желудком и образует поперечную перегородку, которая является первой структурой первичной диафрагмы (рис. 380 *d*). Эта важная мышечная перегородка, которая полностью разделяет грудную и брюшную полости только у млекопитающих, здесь еще очень несовершенна; две полости до поры до времени сообщаются двумя узкими каналами. Эти каналы, которые относятся к дорсальной части головной кишки и которые мы можем назвать кратко *плевральными протоками*, принимают два легочных мешка, которые развиваются из заднего конца вентральной стенки головной кишки; таким образом, они становятся двумя плевральными полостями.

Диафрагма впервые появляется в классе Amphibia (у саламандр) в виде незначительной мускулистой поперечной складки брюшной стенки, которая поднимается от переднего конца поперечной мышцы живота и растет между перикардом и печенью. У рептилий (черепах и крокодилов) к этой более ранней вентральной части рудиментарной диафрагмы присоединяется более поздняя дорсальная часть - пара субвертебральных мышц, поднимающихся от позвоночного столба и добавляющихся в качестве "колонн" к поперечной перегородке. Но, вероятно, именно в пермском периоде зауро-млекопитающие объединили две первоначально отдельные части, и диафрагма стала полноценной перегородкой между грудной и брюшной полостями у млекопитающих; поскольку она значительно увеличивает грудную полость при сокращении, то становится важной дыхательной мышцей. Онтогенез диафрагмы у человека и других млекопитающих воспроизводит этот филогенетический процесс и сегодня, в соответствии с биогенетическим законом; у всех млекопитающих диафрагма образуется путем вторичного соединения двух первоначально отдельных структур, более ранней вентральной части и более поздней дорсальной.

Иногда у человека не завершается слияние двух диафрагмальных структур и, соответственно, отрыв одного плеврального протока от брюшной полости. Это приводит к разрыву диафрагмы (*грыжа диафрагмы*). Две полости остаются в сообщении через открытый плевральный проток, и петли кишечника могут проникать через это "отверстие разрыва" в грудную полость. Это один из тех фатальных неправильных ростов, которые показывают, какую большую роль играет слепая случайность в органическом развитии.

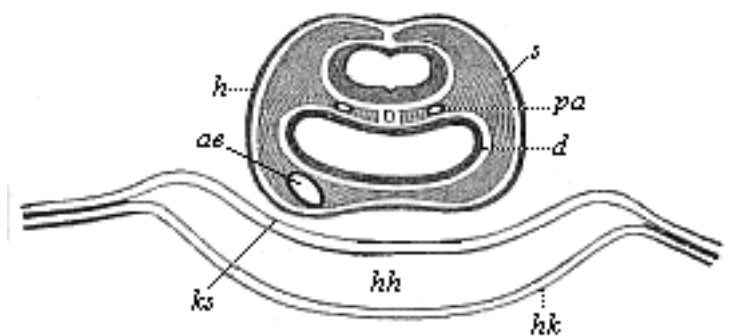


Рис. 381 - Поперечный **разрез головки эмбриона цыпленка** в возрасте тридцати шести часов. Под продолговатой трубкой видны две примитивные аорты (*pa*) в головных пластинках (*s*) по обе стороны от хорды. Под пищеводом (*d*) находится аортальный конец сердца (*ae*), шейная полость или головное предлежание (*hh*), верхушка сердца (*hk*), головная оболочка (*ks*), амниотическая складка (amniotic), роговая пластинка (*h*). (Из Ремака.

Таким образом, грудная полость млекопитающих с ее важным содержимым - сердцем и легкими - изначально относится к *головной части* тела позвоночных, а ее включение в туловище является вторичным. Этот поучительный и очень интересный факт полностью подтверждается согласующимися данными сравнительной анатомии и онтогенеза. Легкие являются выростами головной кишки, сердце развивается из ее внутренней стенки. Плевральные мешки, окружающие легкие, являются дорсальными частями головной кишки, происходящими из плевродуктов; перикард, в котором впоследствии находится сердце, также изначально двойной, образованный из вентральных половин головной кишки, которые объединяются только на более поздней стадии. Когда легкое дышащих воздухом позвоночных выходит из головной полости и попадает в полость туловища, оно следует примеру плавательного пузыря рыб, который также берет начало из стенки глотки в виде небольшого мешковидного выроста, но вскоре становится настолько большим, что, чтобы найти место, ему приходится проходить далеко позади в полость туловища. Точнее говоря, легкие четвероногих сохраняют этот наследственный процесс роста у рыб, так как гидростатический плавательный пузырь последних - это орган, наполненный воздухом, из которого развился орган дыхания первых.

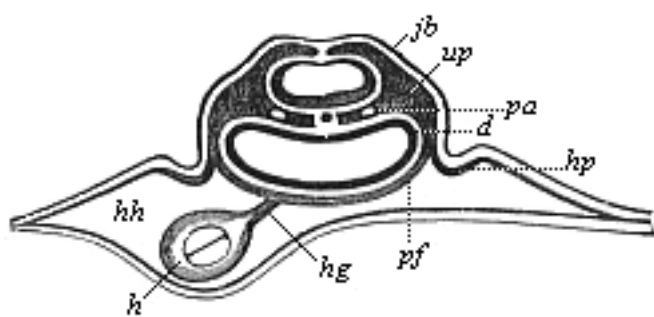


Рис. 382 - Поперечный **разрез сердечной области того же эмбриона цыпленка** (за предыдущим). В шейной полости (*hh*) сердце (*h*) все еще связано мезокардом (*hg*) с кишечнополостным слоем (*pf*). *d* кишечнополостной слой, *up* позвоночные пластинки, *jb* зачаточный слуховой пузырек в роговой пластинке, *hp* первый подъем амниотической складки. (Из Ремака.)

В формировании сердца высших позвоночных есть интересный кеногенетический феномен, заслуживающий особого внимания. В самой ранней форме сердце *двойное*, как показали недавние наблюдения, у всех амниот, а простая веретенообразная сердечная трубка, которую мы приняли за точку отсчета, образуется только на более поздней стадии, когда две боковые трубки движутся назад, соприкасаются друг с другом и наконец соединяются в средней линии. У человека, как и у кролика, два эмбриональных сердца еще далеко друг от друга на той стадии, когда уже имеется восемь примитивных сегментов (рис. 134 *h*). Так же и два тельца головы, в которых они находятся, все еще разделены широким пространством. Только когда постоянное тело эмбриона развивается и отделяется от эмбрионального пузырька, отдельные боковые структуры соединяются вместе и, наконец, объединяются в среднюю линию. Когда исчезает срединная перегородка между правым и левым кардиоцелем, две шейные полости свободно сообщаются (рис. 381) и образуют на вентральной стороне головы амниота подковообразную дугу, точки которой направляются назад в плевропротоки или плевральные полости, а оттуда - в два брюшных мешка туловища. Но даже после соединения шейных полостей (рис. 381) две сердечные трубки сначала остаются раздельными; и даже после их соединения тонкая перегородка в середине простой эндотелиальной трубки (рис. 379 с, 382 з) указывает на первоначальное разделение. Эта *кеногенетическая* "первичная сердечная перегородка" в настоящее время исчезает и не

имеет никакого отношения к последующей постоянной перегородке между половинами сердца, которая, будучи наследием рептилий, имеет большое *палингенетическое* значение.

Тщательные противники биогенетического закона делают большой акцент на этих и подобных кеногенетических явлениях и пытаются представить их в качестве ярких опровержений закона. Как и в любом другом случае, тщательное, разборчивое, сравнительно-морфологическое исследование превращает эти предполагаемые опровержения эволюции в сильные аргументы в ее пользу. В своей замечательной работе "*О строении сердца у земноводных*" (1886) Карл Рабль показал, как легко эти любопытные кеногенетические факты могут быть объяснены вторичной адаптацией эмбриональной структуры к большому удлинению пищевого желтка.

Эмбриология всех других частей сосудистой системы также дает нам обильные и ценные данные для целей филогении. Но поскольку для того, чтобы с пользой проследить за этим, необходимо досконально знать сложное строение всей сосудистой системы человека и других позвоночных, мы не можем здесь углубляться в эту тему. Более того, многие важные особенности онтогенеза сосудистой системы до сих пор остаются неясными и спорными. Характер эмбрионального кровообращения у амниот, который мы уже рассматривали ранее (глава XV), является поздним приобретением и полностью ценогенетическим. (Ср. с. 170-171; рис. 198-202).

Глава XXIX. ЭВОЛЮЦИЯ ПОЛОВЫХ ОРГАНОВ

Если оценивать важность систем органов в животном организме по богатству и разнообразию их явлений и физиологическому интересу, который из этого вытекает, то одной из главных и наиболее интересных систем следует считать ту, которую мы сейчас рассмотрим, - систему репродуктивных органов. Как питание является первым и самым необходимым условием для самоподдержания отдельного организма, так и размножение обеспечивает поддержание вида - или, скорее, поддержание длинного ряда поколений, которые представляют собой совокупность органических стволов в их генеалогической связи. Ни один отдельный организм не обладает прерогативой бессмертия. Каждому отводится лишь краткий отрезок индивидуального развития, мимолетный миг в миллионлетнем течении истории жизни.

Поэтому размножение и связанный с ним феномен наследственности долгое время считались, наряду с питанием, наиболее важной и фундаментальной функцией живых существ, и именно по этому признаку их пытались отличить от "безжизненных тел". На самом деле, это разделение не такое глубокое и основательное, как кажется и как принято считать. Если мы внимательно изучим природу репродуктивного процесса, то вскоре увидим, что он может быть сведен к общему свойству, присущему как неорганическим, так и органическим телам, - росту. Размножение - это питание и рост организма за пределы индивидуального, который возводит часть его в целое. Это наиболее ясно видно при изучении простейших и низших организмов, особенно *Монога* (рис. 226-228) и одноклеточных *Амёбæ* (рис. 17). Там простая особь представляет собой одну пластиду. Как только она достигает определенного предела размера в результате непрерывного питания и нормального роста, она не может его перейти, а делится, путем простого расщепления, на две равные половины. Затем каждая из этих половинок продолжает самостоятельную жизнь и растет до тех пор, пока в свою очередь не достигнет предела роста и не разделится. В каждом из этих актов

саморасщепления образуются два новых центра притяжения для частиц тел - основы двух новообразованных индивидуумов. Даже у одноклеточных нет такого понятия, как бессмертие. Индивидуум как таковой уничтожается в акте расщепления (ср. с. 48).

У многих других Protozoa размножение происходит не путем расщепления, а путем почкования (геммации). В этом случае рост, определяющий размножение, не полный (как при сегментации), а частичный. Поэтому и при геммации мы можем противопоставить локальный продукт роста, который становится новой особью в почке, как дочерний организм родительскому организму, из которого он образовался. Последний старше и крупнее первого. При расщеплении оба продукта равны по возрасту и морфологической ценности. Рядом с геммацией мы имеем, как и другие формы бесполого размножения, формирование эмбриональных почек и формирование эмбриональных клеток. Но последнее сразу же приводит нас к половому размножению, отличительной чертой которого является разделение полов. Я подробно рассматривал эти различные типы размножения в "*Истории творения*" (глава viii) и "*Чудеса жизни*" (глава xi).

Самые ранние предки человека и высших животных не обладали способностью к половому размножению, а размножались исключительно бесполым путем - расщеплением, геммацией или образованием эмбриональных почек или клеток, как это до сих пор делают многие простейшие. Дифференциация полов произошла позднее. Наиболее отчетливо мы видим это у протистов, у которых соединение двух особей предшествует непрерывному расщеплению одноклеточного организма (преходящая конъюгация и постоянная копуляция у инфузорий). Можно сказать, что в этом случае рост (условие размножения) достигается путем слияния двух полноценных клеток в одну, непропорционально большую особь. При этом смешение двух плазм приводит к омоложению плазмы. Сначала копулирующие клетки довольно однородны, но естественный отбор вскоре приводит к определенному контрасту между ними - более крупные женские клетки (*макроспоры*) и более мелкие мужские клетки (*микроспоры*). Это должно быть большим преимуществом в борьбе за жизнь, чтобы новая особь унаследовала различные качества от двух клеточных родителей. Дальнейшее развитие этого контраста между порождающими клетками привело к половой дифференциации. Одна клетка стала женской яйцеклеткой (*макрогонидион*), а другая - мужским сперматозоидом (*микрогонидион*).

Простейшие формы полового размножения среди ныне живущих Metazoa наблюдаются у гастритов (рис. 233), низших губок, обычных пресноводных полипов (*Hydra*) и других Coelenteria самого низкого ранга. Prophysema (рис. 234), Olynthus (рис. 238), Hydra и др. имеют очень простые трубчатые тела, тонкая стенка которых состоит (как и в первоначальной гастрале) только из двух первичных зародышевых слоев. Как только тело достигает половой зрелости, часть клеток в его стенке превращается в женские яйцеклетки, а часть - в мужские сперматозоиды: первые становятся очень крупными, так как накапливают в своей протоплазме значительное количество желточных гранул (рис. 235 е); вторые - очень мелкими из-за многократного расщепления и превращаются в подвижные конусообразные сперматозоиды (рис. 20). Оба вида клеток отделяются от источника своего происхождения - первичных зародышевых слоев, попадают либо в окружающую воду, либо в полость кишечника и объединяются там путем слияния. Это и есть судьбоносный процесс оплодотворения, который мы рассматривали в главе VII (см. рис. 23-29).

Из этих простейших форм полового размножения, как мы можем наблюдать их сегодня у низших зоофитов, гастролитов, губок и полипов, мы извлекаем очень важные сведения. Прежде всего, мы узнаем, что, собственно говоря, для полового размножения не требуется ничего, кроме слияния или объединения двух разных клеток - женской яйцеклетки и

мужского сперматозоида. Все остальные признаки и все очень сложные явления, сопровождающие половой акт у высших животных, носят подчиненный и вторичный характер и являются более поздними дополнениями к этому простому, первичному процессу копуляции и оплодотворения. Но если мы вспомним, какую чрезвычайно важную роль играют эти отношения двух полов во всей органической природе, в жизни растений, животных и человека; как взаимное притяжение полов, любовь, является главной движущей силой самых замечательных процессов - фактически, одной из главных механических причин высочайшего развития жизни - мы не сможем слишком сильно подчеркнуть эту привязку любви к ее источнику, к притягательной силе двух эротических клеток.

Во всей живой природе величайшие эффекты проистекают из этой очень маленькой причины. Вспомните, какую роль в природе играют цветы, половые органы цветущих растений; или изобилие чудесных явлений, которые половой отбор порождает в жизни животных; или огромное влияние любви на жизнь человека. В каждом случае слияние двух клеток является единственной первоначальной движущей силой; в каждом случае этот невидимый процесс оказывает глубокое влияние на развитие самых разнообразных структур. Можно сказать, что ни один другой органический процесс не может сравниться с ним по полноте и интенсивности действия. Разве семитский миф об Адаме и Еве, древнегреческая легенда о Парисе и Елене и многие другие известные предания не являются лишь поэтическим выражением того огромного влияния, которое любовь и половой отбор оказывают на ход истории с момента дифференциации полов? Все остальные страсти, будоражающие сердце человека, намного превосходят по своему совместному влиянию этот воспламеняющий чувства и разрушающий разум Эрос. С одной стороны, мы с благодарностью смотрим на любовь как на источник величайших художественных достижений - благороднейших творений поэзии, пластического искусства и музыки; мы видим в ней главный фактор нравственного развития человечества, основу семейной жизни, а значит, и общественного прогресса. С другой стороны, мы боимся ее как пожирающего пламени, которое приносит гибель столь многим и является причиной большего количества страданий, пороков и преступлений, чем все остальные пороки человеческой жизни, вместе взятые. Любовь так удивительна и так сильно влияет на жизнь души или на различные функции продолговатого мозга, что здесь, как нигде, "сверхъестественный" результат кажется насмешкой над любой попыткой естественного объяснения. И все же сравнительная эволюция ясно и неопровержимо приводит нас к первоисточнику любви - родству двух различных эротических клеток, сперматозоида и яйцеклетки.^[34]

[34] Чувственное восприятие (вероятно, связанное с обонянием) двух совокупляющихся половых клеток, которое вызывает их взаимное притяжение, - это малопонятная, но очень интересная химическая функция клетки-души (см. с. 58 и "*Загадку Вселенной*", гл. ix).

Низшие Metazoa проливают свет на это очень простое происхождение сложных явлений размножения, а также учат нас, что самой ранней половой формой был гермафродизм, а разделение полов (путем разделения труда) - вторичное и более позднее явление. Гермафродизм преобладает в самых разнообразных группах низших животных; каждая половозрелая особь, каждый человек, содержит женские и мужские половые клетки, а значит, способна оплодотворять себя и размножаться. Таким образом, мы находим яйцеклетки и сперматозоиды в одной особи не только у низших зоофитов (гастриты, губки и многие полипы), но и у многих червей (пиявки и дождевые черви), многих улиток (обычные садовые и виноградные улитки), всех туникат и многих других беспозвоночных животных. Все ранние беспозвоночные предки человека, начиная с *Gastræads* и заканчивая *Prochordonia*, были гермафродитами; возможно, даже самые ранние *Acrania*. Поучительным

доказательством этого служит то примечательное обстоятельство, что многие роды рыб до сих пор являются гермафродитами, а у высших позвоночных всех классов это иногда встречается (как атавизм). Из этого можно сделать вывод, что гонохоризм (разделение полов) был более поздней стадией в нашем развитии. Сначала мужские и женские особи различались только наличием гонад того или иного типа, в остальном же они были идентичны, как мы и сейчас видим у амфиокса и циклостомы. Затем к первичным половым железам присоединяются вспомогательные органы (протоки и т.д.), а гораздо позже половой отбор порождает вторичные половые признаки - те различия между полами, которые затрагивают не сами половые органы, а другие части тела (например, бороду у мужчины или грудь у женщины).

Третий важный факт, который мы узнаем от низших зоофитов, касается самого раннего происхождения двух типов половых клеток. Поскольку у гастрей (низших губок и гидроидов), у которых мы находим первые зачатки половой дифференциации, все тело состоит только из двух первичных зародышевых слоев, из этого следует, что половые клетки также должны были произойти из клеток этих первичных слоев, либо из внутреннего, либо из внешнего, либо из обоих. Этот простой факт чрезвычайно важен, поскольку первые следы яйцеклеток, а также сперматозоидов обнаруживаются в среднем зародышевом слое или мезодерме у высших животных, особенно у позвоночных. Это расположение является более поздним развитием из предыдущего (в связи с вторичным формированием мезодермы).

Если мы проследим филогенез половых органов у наших самых ранних предков Metazoa в том виде, в каком его демонстрирует нам сравнительная анатомия и онтогенез низших Coelenteria (*Cnidaria*, *Platodaria*), то обнаружим, что первым шагом вперед является локализация или концентрация двух типов половых клеток, разбросанных в эпителии, в определенные группы. У губок и низших гидрополипов изолированные клетки отделяются от клеток-страт двух первичных зародышевых слоев и становятся свободными половыми клетками; у *Cnidaria* и *Platodes* мы находим их объединенными в группы, которые мы называем половыми железами (*гонадами*). Теперь мы впервые можем говорить о половых органах в морфологическом смысле. Женские половые железы, которые в этой простейшей форме представляют собой просто группы однородных клеток, являются яичниками (рис. 241 в). Мужские половые железы, которые также в своей первой форме состоят из скопления сперматозоидов, - это яички (рис. 241 h). У медуз, которые как онтогенетически, так и филогенетически происходят от более просто организованных полипов, мы находим эти простые половые железы иногда в виде желудочных мешочков, иногда в виде выростов радиальных каналов, идущих от желудка. Особенно интересны в связи с вопросом о первом происхождении гонад низшие формы платод, *криптоцели*, которые в последнее время были выделены в особый класс (*Platodaria*) из собственно турбеллярий (рис. 239). У этих очень примитивных *Platodes* две пары половых желез представляют собой всего лишь две пары рядов дифференцированных клеток в энтодермической стенке примитивного кишечника - два средних яичника (o) внутри и два латеральных сперматозоида (s) снаружи. Зрелые половые клетки выбрасываются задними отверстиями; самка (f) лежит перед самцом (m).

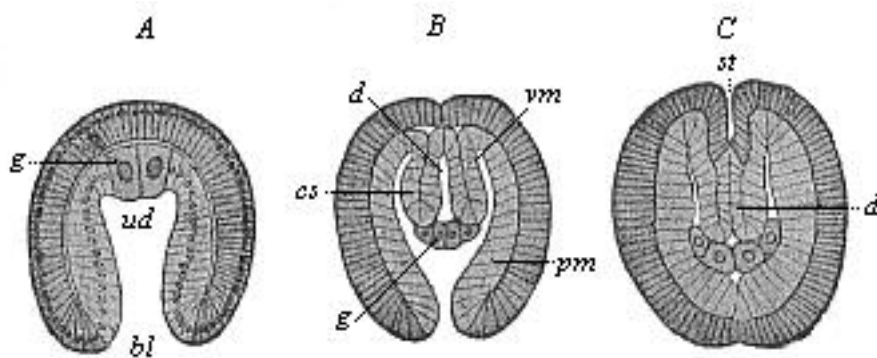


Рис. 383-Эмбрионы **Sagitta** на трех ранних стадиях развития. (Из *Гертвига*.) А гастрюла, В тельце с открытым примитивным ртом, С тот же примитивный рот закрыт, *ua* примитивный кишечник, *bl* примитивный рот, *g* прогонидии (гермафродитные примитивные половые клетки), *cs* тельце-почки, *pm* париетальный слой, *vm* висцеральный слой того же, *d* постоянный кишечник (enteron), *st* ротовая ямка (stomodæum).

У подавляющего большинства Bilateria или Coelomaria это мезодерма, из которой развиваются гонады. Вероятно, первыми их следами являются две крупные клетки, которые появляются на краю примитивного рта (справа и слева), как правило, во время гастрюляции или сразу после нее - важные промесобласты, или "полярные клетки мезодермы", или "примитивные клетки среднего зародышевого слоя" (с. 194). У настоящих Enterocoela, у которых мезодерма появляется с самого начала в виде пары лоханок, это, скорее всего, и есть первоначальные гонады (с. 194). Это очень хорошо видно на примере червя-стрелы (*Sagitta*). В гастрюле *Sagitta* (рис. 383 А) мы находим на ранней стадии пару энтодермических клеток необычного размера (*g*) у основания примитивного кишечника (*ud*). Эти примитивные половые клетки (*прогонидии*) расположены симметрично справа и слева от срединной плоскости, подобно двум промесобластам билатеральной гастрюлы амфиокса (рис. 38 р). Немного в стороне от них из примитивной кишки развиваются два тельцевых мешочка (В, *cs*), а каждый прогонидион делится на мужскую и женскую половые клетки (В, *g*). Две мужские клетки (сначала более крупные) лежат внутри близко друг к другу и являются родительскими клетками яичек (*проспермариум*). Две женские клетки лежат снаружи от них и являются родительскими клетками яичника (*protovaria*). После этого, когда тельце-почки отделяются от постоянной кишки (С, *d*), а примитивный рот (А, *bl*) закрывается, женские клетки продвигаются к рту (С, *st*), а мужские - к задней части. Передняя пара яичников отделяется поперечной перегородкой от задней пары. Таким образом, первые структуры половых желез *Sagitta* - это пара гермафродитных энтодермических клеток; каждая из них делится на мужскую и женскую клетки, и эти четыре клетки являются родительскими клетками четырех половых желез. Вероятно, два промезобласта гастрюлы *Amphioxus* (рис. 38) также являются гермафродитными примитивными половыми клетками в том же смысле, унаследованными этим самым ранним позвоночным от его древних билатеральных предков-гастрод.

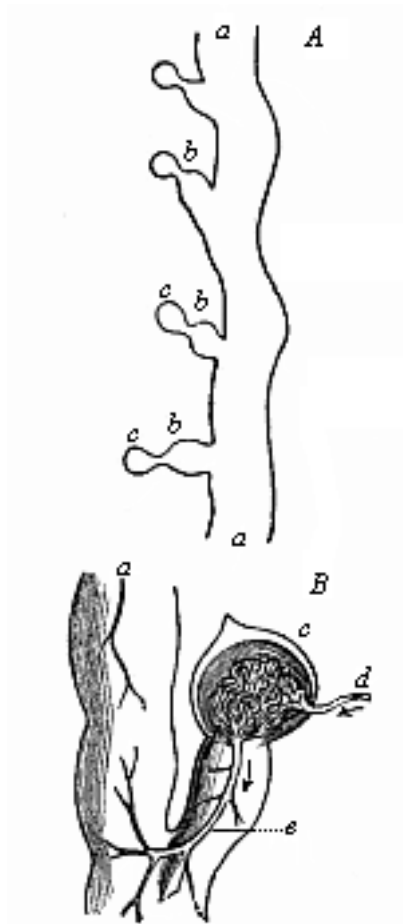


Рис. 384-А, **Часть почек Bdellostoma**. *a* проренальный проток (nephroductus), *b* сегментарные или примитивные мочевые каналы (pronephridia), *c* почечные или мальпигиевы капсулы. **В Часть того же**, сильно увеличенная. *c* Почечные капсулы с гломерулой, *d* Аfferентная артерия, *e* Эfferентная артерия. Из работы Иоганнеса Мюллера (Muxinoides).

Половозрелый *Amphioxus* не является гермафродитом, как его ближайшие беспозвоночные родственники, *Tunicates*, и как, вероятно, было у давно вымершего досилурийского примитивного позвоночного (*Prospondylus*, рис. 98-102). У настоящего ланцетника гонохориальные структуры очень интересны. Как мы видели в анатомии амфиокса, яичники самки и сперматозоиды самца представлены в виде двадцати-тридцати пар эллиптических или округлых четырехугольных мешочков, которые лежат по обе стороны кишечника на пристеночной поверхности дыхательной поры (рис. 219 г). Согласно важному открытию Рюккерта (1888), половые железы самых ранних рыб, *Selachii*, устроены подобным образом. Только потом они объединяются в пару простых гонад. Они передались по наследству всем остальным представителям отряда *Craniotes*. В каждом случае они первоначально располагаются по обе стороны брыжейки, под хордой, на дне полости тела. Первые их следы обнаруживаются в эпителии тельца, в том месте, где слой кожных волокон и слой кишечных волокон встречаются в середине брыжеечной пластинки (рис. 93 *mp*). В этой точке на ранней стадии у всех эмбрионов черепа мы наблюдаем небольшое струноподобное скопление клеток, которое мы можем назвать, вместе с Вальдейером, "зародышевым эпителием" или (в согласии с другими пластинообразными рудиментарными органами) *половой пластинкой* (рис. 173 *g*). Эта зародышевая или половая пластинка обнаруживается на пятой неделе у человеческого эмбриона в виде пары длинных беловатых полосок на внутренней стороне примитивных почек (рис. 183 *m*). Клетки этой половой пластинки отличаются своей цилиндрической формой и химическим составом от остальных клеток тельца; они имеют

иное назначение, чем плоские клетки, выстилающие остальную часть полости тела. По мере того как зародышевый эпителий половой пластинки становится толще, а опорная ткань прорастает в нее из мезодермы, она превращается в рудиментарную половую железу. Эта вентральная гонада затем развивается в яичник у самок краниотов и семенники у самцов.

В образовании гонидий или эротических половых клеток и их соединении при оплодотворении мы имеем единственные существенные признаки полового размножения; но у подавляющего большинства животных мы находим и другие органы, принимающие в нем участие. Главными из этих вторичных половых органов являются гонодукты, служащие для вывода зрелых половых клеток из организма, и копулятивные органы, с помощью которых оплодотворяющий сперматозоид самца соприкасается с яйцеклеткой самки. Последние органы, как правило, встречаются только у высших животных и распространены гораздо меньше, чем гонодукты. Но и они являются вторичными образованиями и отсутствуют у многих животных низших групп.

У низших животных зрелые половые клетки обычно выбрасываются непосредственно из тела. Иногда они выходят сразу через кожу (гидра и многие гидроиды); иногда они попадают в желудочную полость и удаляются ртом (гастрэады, губки, многие медузы и кораллы); иногда они попадают в полость тела и выбрасываются через специальное отверстие (*porus genitalis*) в брюшной стенке. Последняя процедура встречается у многих червей, а также у низших позвоночных. У амфиокса особенность состоит в том, что зрелые половые продукты сначала попадают в мантийную полость, откуда они либо удаляются через дыхательное отверстие, либо через жаберные щели попадают в ветвистую кишку, а затем выходят через рот (с. 185). У циклостомов они попадают в полость тела и выбрасываются через генитальную пору в ее стенке; так же обстоит дело и у некоторых рыб. По ним мы можем судить об особенностях наших ранних предков в этом отношении. С другой стороны, у всех высших и большинства низших позвоночных (и большинства высших беспозвоночных) мы находим у обоих полов специальные трубчатые ходы половой железы, которые называются "гонодуктами". У самок они проводят яйцеклетки из яичника и поэтому называются "яйцеводами", или "фаллопиевыми трубами". У мужчин они проводят сперматозоиды из яичек и называются "спермадуктами", или *vasa deferentia*.

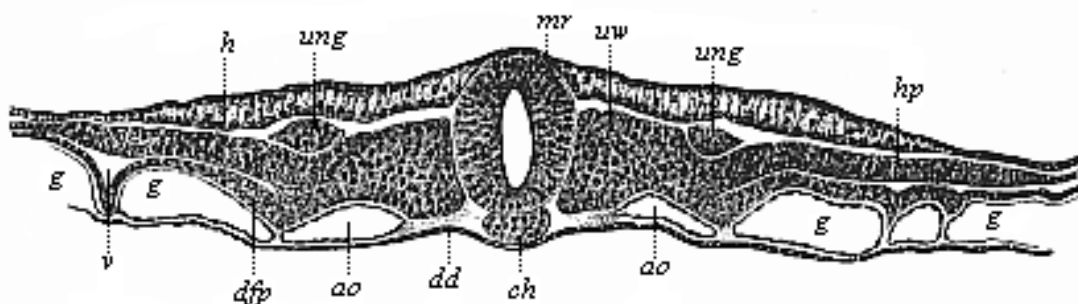


Рис. 385 Поперечный **срез эмбрионального щитка цыпленка** в возрасте 42 часов (по Келликеру). *mr* - продолговатая трубка, *ch* - хорда, *h* - роговая пластинка (кожно-сенсорный слой), *ung* - нефропродукт, *uw* - эписомиты (дорсальные примитивные сегменты), *hp* - кожно-волокнистый слой (париетальный слой гипосомитов), *dfp* - кишечно-волокнистый слой (висцеральный слой гипосомитов), *ao* - аорта, *g* - сосуды. (Ср. поперечный срез утиного эмбриона, рис. 152.)

Изначальное и генетическое соотношение этих двух видов протоков у человека такое же, как и у остальных высших позвоночных, и совершенно иное, чем у большинства беспозвоночных. У последних, как правило, гонодукты развиваются непосредственно из

эмбриональных желез или из наружной кожи; у позвоночных же для передачи половых продуктов используется независимая органическая система, которая изначально имела совершенно иную функцию - система мочевыводящих органов. На эти органы возложена единственная обязанность - выводить из организма непригодные вещества в жидком виде. Их жидкий экскреторный продукт, моча, выводится либо непосредственно через кожу, либо через последний отдел кишечника. Только на более поздней стадии трубчатые мочевые пути выводят из организма и половые продукты. Таким образом, они становятся "мочеполовыми протоками". Это замечательное вторичное объединение мочевых и половых органов в общую мочеполовую систему очень характерно для гнатостомов, шести высших классов позвоночных. Оно отсутствует у низших классов. Чтобы оценить это в полной мере, мы должны дать сравнительный взгляд на строение мочевых органов.

Почечная, или мочевыделительная, система - одна из древнейших и важнейших систем органов в дифференцированном животном организме, как я уже неоднократно отмечал (см. главу XVII). Мы находим ее не только у высших стебельчатых, но и очень широко распространенной в более ранней группе *Vermalia*. Здесь мы встречаем его у самых низших червей, *Rotatoria* (*Gastrotricha*, рис. 242), и у поучительного стебля *Platodes*. Он состоит из пары простых или ветвящихся каналов, которые выстланы одним слоем клеток, поглощают из тканей непригодные соки и выбрасывают их через отверстие в наружной оболочке (рис. 240 *nm*). Не только свободноживущие *Turbellaria*, но и паразитические *Suctoria*, и даже еще более вырожденные ленточные черви, лишившиеся пищеварительного канала в результате своей паразитической жизни, снабжены этими почечными каналами или нефридиями. В первой эмбриональной структуре они представляют собой всего лишь пару простых кожных желез, или углублений в эктодерме. У червей они обычно описываются как выделительные органы, но раньше их часто называли "сосудами для воды". Их можно представить как сильно развитые трубчатые кожные железы, образовавшиеся в результате инвагинации кожного слоя. Согласно другой точке зрения, они обязаны своим происхождением более позднему разрыву полости тела наружу. У большинства *Vermalia* каждый нефридий имеет внутреннее отверстие (с ресничками) в полость тела и наружное - на эпидермисе.

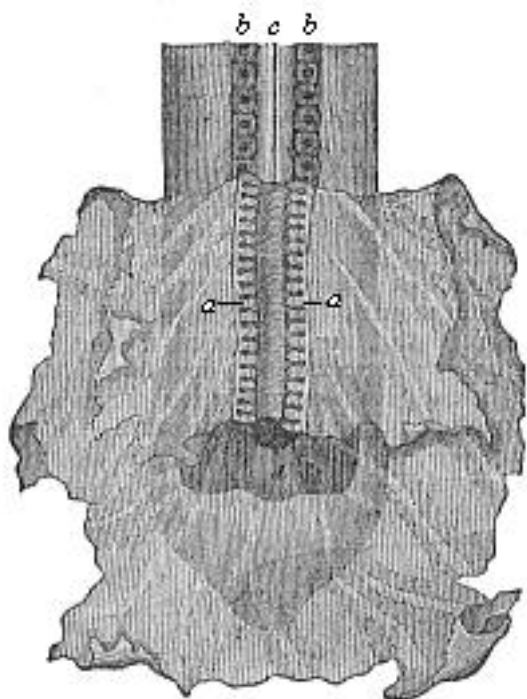


Рис. 386 - Рудиментарные **примитивные почки эмбриона собаки**. Задний конец эмбрионального тела виден с вентральной стороны и покрыт висцеральным слоем желточного мешка, который отрывается и складывается спереди, чтобы показать нефропродукты с примитивными мочевыми каналами (а). б примитивные позвонки, в спинной мозг, г вход в тазово-кишечную полость. (Из Бишоффа.)

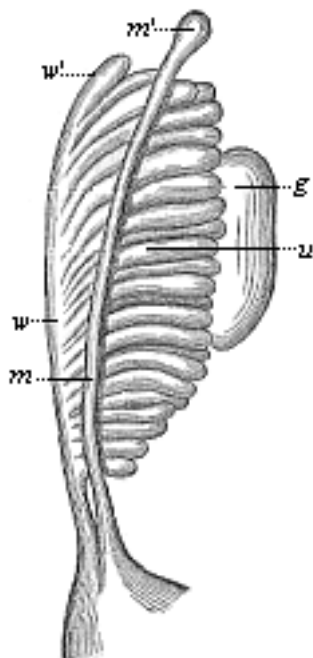


Рис. 387 Примитивные **почки эмбриона человека**. *u* мочевые каналы примитивных почек, *w* Вольфов проток, *w'* самый верхний конец его (гидатида Морганьи), *m* Мюллеров проток. *m'* самый верхний конец его (гидатида Фаллопиева), *g* гонада (половая железа). (Из Кобельта.)

У этих низших, несегментированных червей, а также у несегментированных моллюсков имеется только одна пара почечных каналов. У высших членистоногих они более многочисленны. У аннелид, тело которых состоит из большого числа суставов, в каждом сегменте есть пара этих пронефридиев (поэтому их называют сегментарными каналами или органами). Но даже здесь они представляют собой простые трубки; из-за их свернутой или петлеобразной формы их часто называют "петлеобразными каналами". У большинства аннелид и многих *Vermalia* в нефридии можно выделить три отдела: наружный мускулистый проток, железистую среднюю часть и внутреннюю часть, которая открывается реснитчатой воронкой в полость тела. Это отверстие снабжено вихревыми ресничками и, следовательно, может захватывать соки для выделения непосредственно из полости тела и выводить их из организма. Но у этих червей половые клетки, развивающиеся в очень примитивной форме на внутренней поверхности полости тела, также попадают в нее, когда созревают, и засасываются воронкообразными внутренними реснитчатыми отверстиями почечных каналов, и выбрасываются вместе с мочой. Таким образом, мочеобразующие петлеобразные каналы, или пронефридий, служат яйцеводами у самок аннелид и спермадуками у самцов.

Почечная система позвоночных сходна с сегментарными каналами аннелид и в то же время существенно отличается от них. Своеобразие ее развития и отношения к половым органам - одна из самых сложных проблем в морфологии нашего стебля. Если кратко рассмотреть почечную систему позвоночных с филогенетической точки зрения, подтвержденной последними открытиями, то можно выделить три ее формы: (1) передние почки или головные

почки (*пронефрос*); (2) примитивные или средние почки (*мезонефрос*); (3) постоянные почки (*метанефрос*). Эти три системы почек не являются фундаментально и полностью различными, как ошибочно полагали ранние студенты (например, Семпер); они представляют собой три различных поколения одного и того же выделительного аппарата; они соответствуют трем филогенетическим стадиям, и сменяют друг друга в стволовой истории позвоночных таким образом, что каждое более молодое и более продвинутое поколение развивается дальше в организме и заменяет более старое и менее продвинутое поколение, которое предшествовало ему во времени и пространстве. *Передние почки*, впервые точно описанные Вильгельмом Мюллером в 1875 году у циклостомов и ихтиодов, являются единственным выделительным органом акрании (амфиокса); они сохраняются у циклостомов и некоторых рыб, но встречаются лишь в незначительных следах и на некоторое время у зародышей шести других классов позвоночных. *Примитивные почки* впервые обнаружены у циклостомов, позади передних почек; от селяхий они перешли ко всем гнатостомам. У *анамний* они постоянно действуют как мочевые железы; у *амниот* их передняя часть ("зародышевые почки") превращается в органы полового аппарата, а третье поколение развивается из конца их задней части ("мочевые почки") - характерные после или постоянные почки трех высших классов позвоночных. Порядок, в котором три почечные системы сменяют друг друга в зародыше человека и высших позвоночных, соответствует их филогенетической последовательности в истории нашего стебля и, следовательно, в естественной классификации позвоночных.

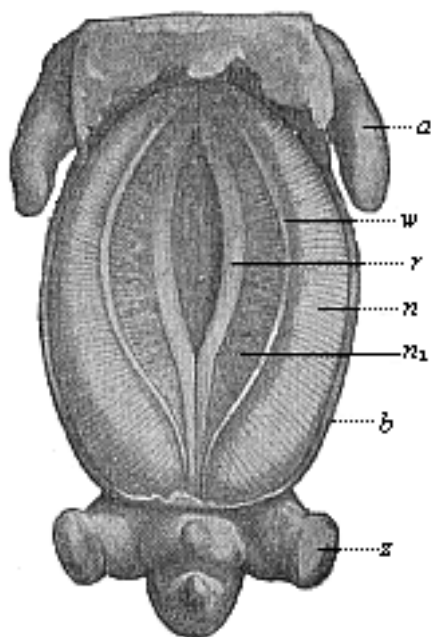


Рис. 388 Свиной эмбрион, три пятых дюйма длиной, вид с вентральной стороны. *a* передняя нога, *z* задняя нога, *b* вентральная стенка, *r* половой выступ, *w* нефропродукт, *n* примитивные почки, *n1* их внутренняя часть. (Из Оскара Шульце.)

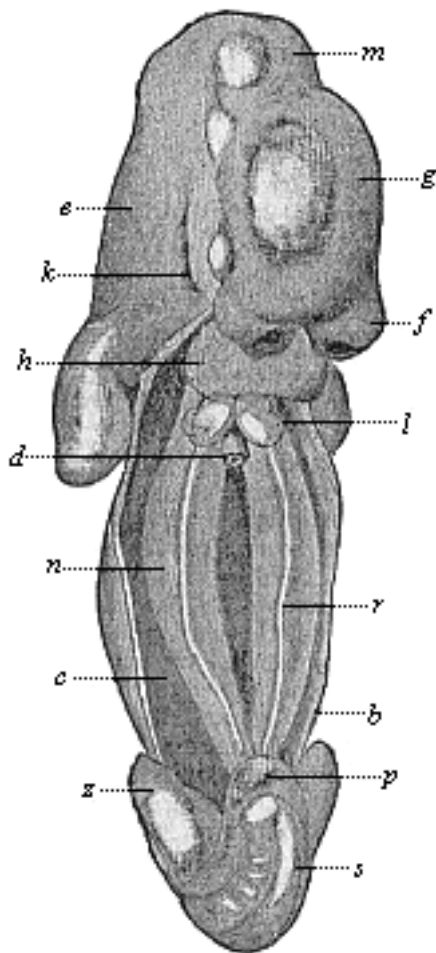


Рис. 389 Человеческий **эмбрион** пятой недели, длиной две пятых дюйма, вид с вентральной стороны (передняя брюшная стенка, *b*, удалена, полость тела, *c*, открыта). *d* кишечник (отрезан), *f* лобный отросток, *g* головной мозг, *m* средний мозг, *e* после мозга, *h* сердце, *k* первая жаберная щель, *l* легочный мешок, *n* примитивные почки, *r* половая область, *p* фаллос (половые протуберанцы), *s* хвост. (Из Колманна.)

Как и в морфологии любой другой системы органов, так и в случае с мочевыми и половыми органами амфиокс является настоящим типичным примитивным позвоночным; он дает ключ к тайнам строения человека и высших позвоночных. Почки амфиокса - впервые обнаруженные Бовери в 1890 году - представляют собой типичные "передние почки", состоящие из двойного ряда коротких сегментарных каналов (рис. 217 х). Внутреннее отверстие этих пронефридиев открывается в мезодермальную полость тела (средняя часть coeloma, *B*); наружное отверстие - в эктодермальную мантию или перибранхиальную полость (*C*). Их расположение, структура и связь с бранхиальным сосудом дают понять, что эти сегментарные пронефридии соответствуют рудиментарным передним почкам краниотов. Мантийная полость, в которую они открываются, по-видимому, соответствует проренальному протоку последних.

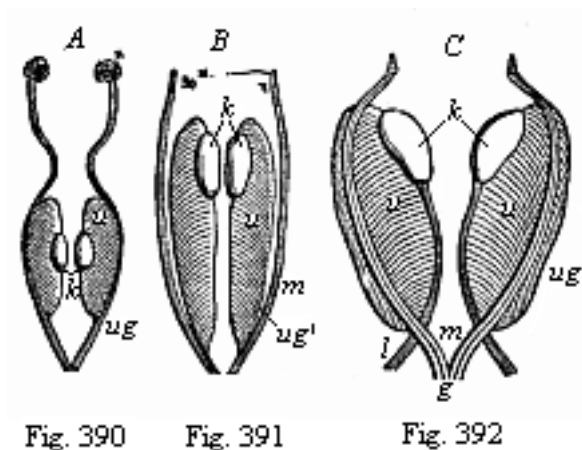


Рис. 390, 391, 392 - Первичные **почки и рудиментарные половые органы**. Рис. 390 и 391 из Amphibia (лягушки-ларвеи); рис. 390 - ранняя, 391 - поздняя стадия. Рис. 392 млекопитающего (зародыш быка). *u* примитивная почка, *k* половая железа (зачаток яичка и яичника). Первичный нефропродукт (*ug* на рис. 390) делится (на рис. 391 и 392) на два вторичных нефропродукта - Мюллеров (*m*) и Вольфов (*ug'*) протоки, соединяющиеся сзади в половой канатик (*g*). *l* связки примитивных почек. (Из Гегенбаура.)

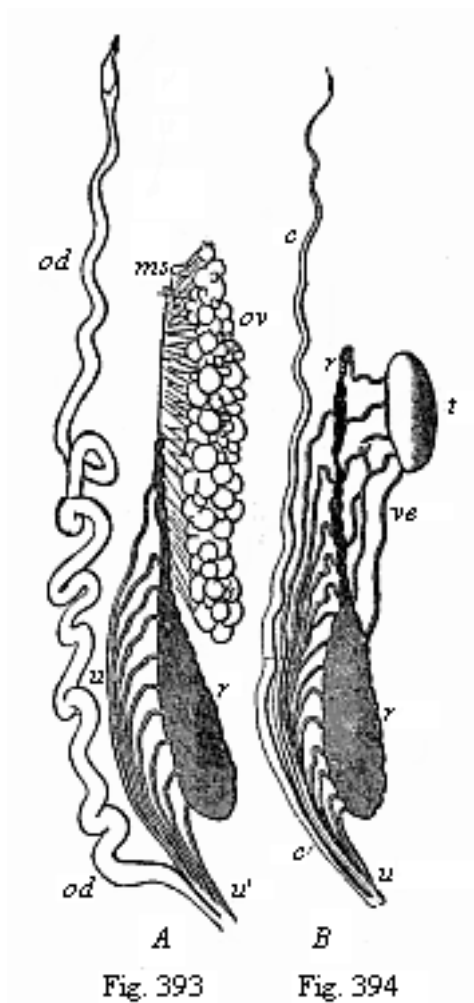


Рис. 393, 394 - Мочевые и **половые органы амфибии** (водной саламандры или тритона). Рис. 393 - самка, 394 - самец. *r* примитивная почка, *ov* яичник, *od* яйцевод и *c* проток Ратке, оба развиваются из Мюллерова протока, *u* примитивный мочеточник (также выполняющий у

самца функцию спермадукта [ve], открывающийся внизу в Вольфов проток [*u* апостроф]), *ms* мезоварий. (Из Гегенбаура.)

Следующие высшие позвоночные, циклостомы, дают очень интересные данные. Оба порядка этого класса, миксины и миноги, все еще имеют передние почки, унаследованные от *Asrapia* - первые постоянно, вторые - на ранних стадиях. За ними вскоре развиваются примитивные почки, причем в очень характерной форме. Замечательное строение мезонефроса циклостомов, открытое Иоганном Мюллером, объясняет сложное формирование почек у высших позвоночных. У миксин (*Bdellostoma*) мы находим длинную трубку - проренальный проток (*nephroductus*, рис. 384 а). Передним концом он открывается в тельце реснитчатым отверстием, а задним - наружу выходом в кожу. Внутри него открывается большое количество мелких поперечных каналов ("сегментарные или примитивные мочевые каналы", б). Каждый из них слепо заканчивается везикулярной капсулой (в), которая окружает спираль кровеносных сосудов (гломерул, артериальная сеть, рис. 384 Б, в). Аfferентные ветви артерий проводят артериальную кровь в свернутые ветви гломерулы (г), а эfferентные артериальные ветви отводят ее от сети (в). Примитивные почечные каналы (мезонефридии) отличаются этой сетчатой структурой от своих предшественников.

У *Selachii* мы также находим продольный ряд сегментарных каналов с каждой стороны, которые открываются наружу в примитивные почечные протоки (*nephrotomes*, р. 149. Сегментарные каналы (по паре в каждом сегменте средней части тела) открываются внутрь реснитчатой воронкой в полость тела. Из задней группы этих органов формируется компактная примитивная почка, передняя группа участвует в построении половых органов.

В той же простой форме, которая остается течение всей жизни у *Myxinoideis* и частично у *Selachii*, мы находим примитивную почку, впервые развивающуюся в зародыше человека и высших *Craniotes* (рис. 386, 387). Из двух частей, составляющих гребневидную примитивную почку, первым всегда появляется продольный канал, или нефропродукт; затем в мезодерме формируются поперечные "каналы" - выделительные нефридии, а после этого снова мальпигиевы капсулы с их артериальными витками, которые связаны с ними в виде хелицерообразных выростов. Примитивный почечный проток, который появляется первым, обнаруживается у всех зародышей черепа на ранней стадии, когда в эктодерме происходит дифференцировка медуллярной трубки, в энтодерме - отделение хорды от висцерального слоя, а между ограничивающими слоями возникает первый след тельца-пучка (рис. 385). Нефропродукт (*ung*) виден с каждой стороны, непосредственно под роговой пластинкой, в виде длинной, тонкой, нитевидной нити клеток. Вскоре он выпячивается и превращается в канал, идущий прямо спереди назад, и на поперечном разрезе эмбриона хорошо видно его первоначальное положение в пространстве между роговой пластинкой (*h*), примитивными сегментами (*ui*) и латеральными пластинками (*hpl*). По мере удлинения и размножения первоначально очень коротких мочевых каналов каждая из двух примитивных почек приобретает форму полуоперенного листа (рис. 387). Линии листа представлены мочевыми каналами (*u*), а ребро - выходящим наружу нефропродуктом (*w*). На внутреннем крае примитивных почек теперь виден зачаток вентральной половой железы (*g*) в виде тела некоторого размера. Задний конец нефропродукта открывается прямо позади в последний отдел прямой кишки, образуя таким образом клоаку. Однако это отверстие нефропродукта в кишечник следует рассматривать как вторичное образование. Первоначально они открываются, как хорошо видно на примере *Cyclostomes*, совершенно независимо от кишечника, в наружной коже брюшной полости.

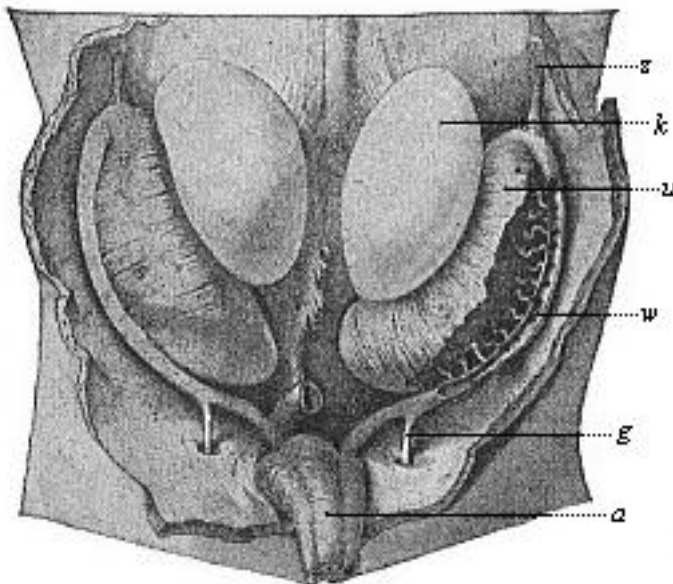


Рис. 395 Примитивные **почки и зародышевые железы человеческого эмбриона** длиной три дюйма (начало шестой недели), увеличенные. *k* зародышевая железа, *u* примитивная почка, *z* диафрагмальная связка, *w* Вольфов проток (открыт справа), *g* направляющая связка (gubernaculum), *a* аллантиновый проток. (Из Kollmann.)

У *Myxinoides* примитивные почки сохраняют эту простую гребневидную структуру, и часть ее сохранилась у *Selachii*; но у всех остальных *Craniotes* она встречается лишь на короткое время у эмбриона, как онтогенетическое воспроизведение более ранней филогенетической структуры. У них примитивная почка вскоре принимает форму (в результате быстрого роста, удлинения, увеличения и змеевидного развития мочевых каналов) большой компактной железы, длинной, овальной или веретенообразной, которая проходит через большую часть эмбриональной полости тела (рис. 183 м, 184 м, 388 н). Она лежит около средней линии, непосредственно под примитивным позвоночным столбом, и тянется от сердечной области до клоаки. Правая и левая почки расположены параллельно друг другу, довольно близко друг к другу и разделены только брыжейкой - тонким узким слоем, который прикрепляет среднюю кишку к нижней поверхности позвоночного столба. Проход каждой примитивной почки, нефропродукт, проходит сзади по нижней и наружной стороне железы и открывается в клоаке, недалеко от места начала аллантаиса; затем он открывается в сам аллантаис.

Примитивные или первичные почки зародыша амниот раньше называли "телами Вольфа", а иногда "телами Окена". Некоторое время они действуют как почки, поглощая неиспользуемые соки из эмбрионального тела и отводя их в клоаку, а затем в аллантаис. Там скапливается первородная моча, и таким образом аллантаис выполняет функцию мочевого пузыря или мочевого мешка у зародышей человека и других амниот. Однако он не имеет генетической связи с примитивными почками, а представляет собой мешковидный вырост из передней стенки прямой кишки (рис. 147 у). Таким образом, он является продуктом висцерального слоя, тогда как примитивные почки - продукт среднего слоя.

Филогенетически мы должны предположить, что аллантаис возник как мешковидное образование из стенки клоаки в результате расширения, вызванного накоплением в нем мочи и выделением ее почками. Первоначально это слепой мешок прямой кишки.

Настоящий мочевой пузырь позвоночных, несомненно, впервые появился у двустворчатых (у *Lepidosiren*), от них перешел к земноводным, а от них - к амниотам. У эмбриона последних он далеко выступает за пределы еще не закрытой брюшной стенки. Правда, у многих рыб тоже

есть "мочевой пузырь". Но это всего лишь локальное расширение нижнего отдела нефропродуктов, и поэтому он совершенно отличается по происхождению и составу от настоящего мочевого пузыря. Эти две структуры можно сравнить с физиологической точки зрения, и они *аналогичны*, поскольку выполняют одну и ту же функцию; но не с морфологической точки зрения, и поэтому не являются *гомологичными*. Ложный мочевой пузырь рыб - это мезодермальный продукт нефропродуктов; истинный мочевой пузырь диплодоков, амфибий и амниот - это энтодермальный слепой мешок прямой кишки.

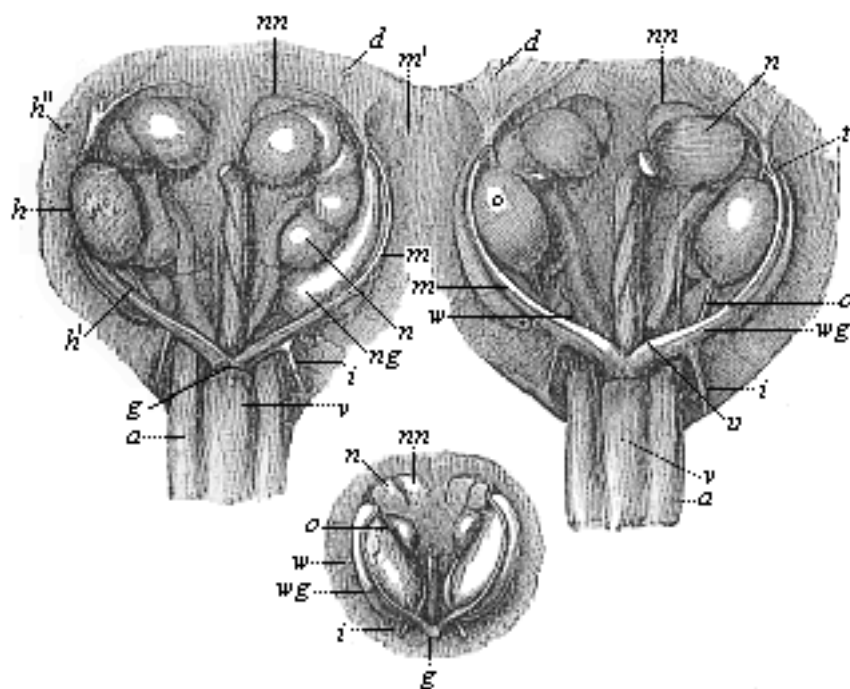


Fig. 397

Fig. 396

Fig. 398

Рис. 396-398 - Мочевые и половые органы эмбрионов быка. Рис. 396 - женский эмбрион длиной полтора дюйма; рис. 397 - мужской эмбрион длиной полтора дюйма. Рис. 398 - женский эмбрион длиной два с половиной дюйма. *w* примитивная почка, *wg* Вольфов проток, *m* Мюллеров проток, *m'* верхний конец того же протока (открывается при *t*), *i* нижняя и более толстая часть того же протока (зачаток матки), *g* половой канатик, *h* яичко, (*h'*, нижняя и *h''*, верхняя тестикулярная связка), *o* яичник, *o'* нижняя связка яичника, *i* паховая связка примитивной почки, *d* диафрагмальная связка примитивной почки, *nn* добавочные почки, *n* постоянные почки, под ними S-образные мочеточники, между ними прямая кишка, *v* мочевого пузыря, *a* пупочная артерия. (Из Кёлликера.)

Во всех Anamnia (нижние бесамнионные Craniotes, Cyclostomes, Fishes, Dipneusts и Amphibia) мочевые органы остаются на более низкой ступени развития до такой степени, что примитивные почки (*protonephri*) постоянно действуют как мочевые железы. У трех высших классов позвоночных - амниот - это лишь преходящая фаза ранней эмбриональной жизни. У них вскоре появляются постоянные, или последующие, или вторичные (на самом деле *третичные*) почки (*renes* или *metanephri*), характерные для этих трех классов. Они представляют собой третье и последнее поколение почек позвоночных. Постоянные почки возникают не из пищеварительной трубки (как долгое время предполагалось) как самостоятельные железы, а из последней части примитивных почек и нефропродукта. Здесь развивается простая трубка, вторичный почечный проток, недалеко от места его вхождения в клоаку; эта трубка значительно растет вперед. С ее слепым верхним или передним концом связан железистый почечный вырост, который обязан своим происхождением

дифференцировке последней части примитивных почек. Этот зачаток постоянных почек состоит из свернутых мочевых каналов с мальпигиевыми капсулами и сосудистыми катушками (без реснитчатых воронок), такого же строения, как сегментарные мезонефрии примитивных почек. Дальнейший рост этих метанефридиев приводит к образованию компактных постоянных почек, которые имеют привычную бобовидную форму у человека и большинства высших млекопитающих, но состоят из нескольких отдельных складок у низших млекопитающих, птиц и рептилий. По мере быстрого роста постоянных почек и продвижения их вперед, мочеточник полностью отделяется от места своего рождения - заднего конца нефропродукта; он переходит на заднюю поверхность аллантаиса. Сначала у древнейших амниот этот мочеточник открывается в клоаку вместе с последним участком нефропродукта, затем отдельно от него и, наконец, в постоянный мочевой пузырь отдельно от прямой кишки. Мочевой пузырь берет начало от задней и самой нижней части аллантаидной ножки (*urachus*), которая перед входом в клоаку увеличивается в веретенообразной форме. Передняя или верхняя часть педикюлы, идущая до пупка в брюшной стенке эмбриона, впоследствии атрофируется, и в качестве рудиментарного органа от нее остается лишь бесполезный струноподобный реликт - единственная везикоумбиликальная связка. Справа и слева от нее у взрослого мужчины находится еще пара рудиментарных органов - латеральные везико-умбиликальные связки. Это вырожденные струноподобные реликты прежних пупочных артерий.

Хотя у человека и всех других амниот примитивные почки рано заменяются постоянными почками, и только они выполняют функцию мочевыводящих органов, все части первых ни в коем случае не утрачиваются. Нефропродукты приобретают большое физиологическое значение, превращаясь в протоки половых желез. У всех гнатостомов - или всех позвоночных от рыб до человека - на ранней стадии эмбриональной эволюции рядом с нефропродуктом развивается второй подобный канал. Последний обычно называют Мюллеровым протоком, в честь его первооткрывателя, Иоганна Мюллера, а первый - Вольфовым протоком. Происхождение Мюллерова протока до сих пор остается неясным; сравнительная анатомия и онтогенез указывают на то, что он возник в результате дифференциации с Вольфовым протоком. Возможно, лучше всего было бы сказать: "Первоначальный первичный нефропродукт делится путем дифференциации (или продольного расщепления) на два вторичных нефропродукта, Вольфов и Мюллеров протоки". Последний (рис. 387 *m*) лежит как раз на внутренней стороне первого (рис. 387 *w*). Оба открываются позади в клоаку.

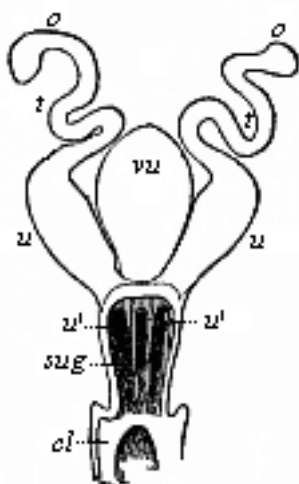


Рис. 399 - Женские **половые органы монотремы** (*Ornithorhynchus*, рис. 269). *o* яичники, *t* яйцеводы, *u* матка, *sug* мочеполовой синус; в *u'* находится выход из двух маток, а между ними мочевого пузыря (*vu*). *cl* клоака. (Из Гегенбаура.)

Каким бы неопределенным ни было происхождение нефродукта и двух его продуктов - Мюллерова и Вольфова протоков, его последующее развитие достаточно ясно. У всех гнатостомов Вольфов проток превращается в спермадук, а Мюллеров проток - в яйцевод. Только один из них сохраняется у каждого пола; другой либо исчезает совсем, либо оставляет лишь реликты в виде рудиментарных органов. У мужского пола, у которого два Вольфовых протока становятся спермадуктами, мы часто находим следы Мюллеровых протоков, которые я назвал "каналами Ратке" (рис. 394 в). У женского пола, у которого два мюллеровых протока образуют яйцеводы, встречаются реликты вольфовых протоков, которые называют "протоками Гаертнера".

Наиболее интересные сведения об этой замечательной эволюции нефропродуктов и их связи с половыми железами мы получаем у *Amphibia* (рис. 390-395). Первая структура нефродукта и его дифференциация на Мюллеров и Вольфов протоки у *Amphibia* одинаковы у обоих полов, как и у зародышей млекопитающих (рис. 392, 396). У самок *Amphibia* Мюллеров проток развивается с обеих сторон в большой яйцевод (рис. 393 *od*), а Вольфов проток постоянно действует как мочеточник (*u*). У самцов *Amphibia* Мюллеров проток остается лишь рудиментарным органом, не имеющим никакого функционального значения, как канал Ратке (рис. 394 в); Вольфов проток служит также мочеточником, но одновременно и спермадуктом; каналы сперматозоидов (*ve*), идущие от яичек (*t*), входят в переднюю часть примитивных почек и соединяются там с мочевыми каналами.

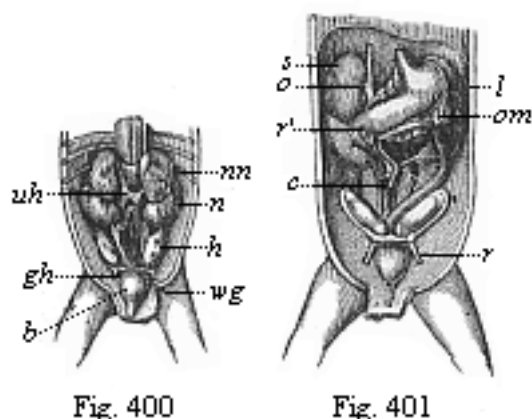


Рис. 400, 401-Оригинальное **положение половых желез в брюшной полости человеческого эмбриона** (трехмесячного возраста). Рис. 400, мужчина. *h* яички, *gh* проводящая связка яичек, *wg* семявыносящий проток, *h* мочевого пузыря, *uh* нижняя полая вена, *nn* добавочные почки, *n* почки. Рис. 401, самка. *r* круглая материнская связка (под ней мочевого пузыря, над ней яичники). *r'* почки, *s* добавочные почки, *c* сәесит, *o* малая сетка, *om* большая сетка (желудок между ними), *l* селезенка. (Из Кёлликера.)

У млекопитающих эти постоянные амфибийные черты проявляются лишь как краткие фазы раннего периода эмбрионального развития (рис. 392). Здесь примитивные почки, которые служат органами выделения мочи в течение всей жизни у позвоночных без амниона, заменяются у млекопитающих постоянными почками. Настоящие примитивные почки в большинстве своем исчезают на ранней стадии развития, и от них остаются лишь небольшие реликты. У самцов млекопитающих из верхней части примитивной почки

развивается *придаток*, у самок из этой же части формируется бесполезный рудиментарный орган - *эповарий*. Атрофированный реликт первого называется *парадидимисом*, второго - *пароварием*.

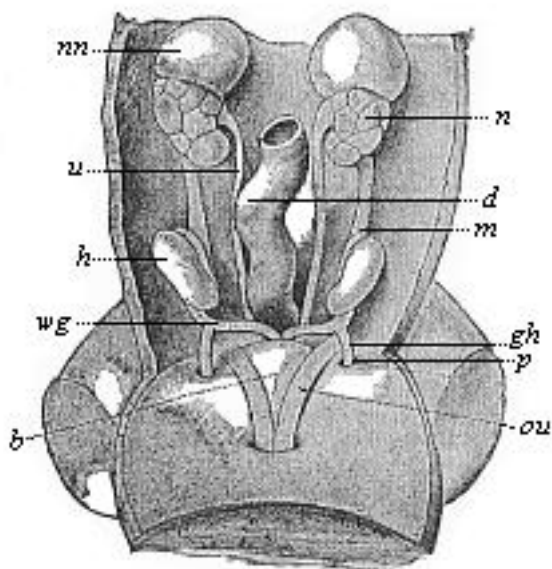


Рис. 402 Урогенитальная **система человеческого эмбриона** длиной три дюйма. *h* яички, *wg* спермадукты, *gh* проводящая связка, *p* processus vaginalis, *b* мочевого пузыря, *au* пупочные артерии, *m* мезорхиум, *d* кишечник, *u* мочеточники, *n* почки, *nn* добавочные почки. (Из Колмана.)

Мюллеровы протоки претерпевают очень важные изменения в организме самки млекопитающего. Собственно яйцеводы развиваются только в верхней части; нижняя часть расширяется в веретенообразную трубку с толстой мускулистой стенкой, в которой оплодотворенная яйцеклетка развивается в эмбрион. Это и есть матка (*uterus*). Сначала две матки (рис. 399 *u*) полностью разделены и открываются в клоаку по обе стороны от мочевого пузыря (*vu*), как это до сих пор происходит у низших млекопитающих - однопроходных. Но у сумчатых между двумя мюллеровыми протоками открывается сообщение, а у плацентарных они соединяются внизу с рудиментарными вольфовыми протоками, образуя единый "генитальный шнур". У многих низших плацентарных сохраняется изначальная независимость двух маток и влагалищных каналов, образованных из их нижних концов, но у высших они постепенно сливаются и образуют единый орган. Соединение происходит снизу (или сзади) вверх (или вперед). У многих грызунов (например, у кролика и белки) две отдельные матки все еще открываются в простой и единый вагинальный канал; у других же, а также у плотоядных, китообразных и копытных, нижние половины маток уже слились в единое целое, хотя верхние половины (или "рога") все еще разделены ("двурогая" матка, *uteris bicornis*). У летучих мышей и лемунов "рога" очень короткие, а нижняя общая часть длиннее. Наконец, у обезьян и человека смешение двух половин завершается, и остается только один простой грушевидный маточный мешок, в который с каждой стороны открываются яйцеводы. Эта простая матка является продуктом поздней эволюции и встречается *только* у обезьян и человека.

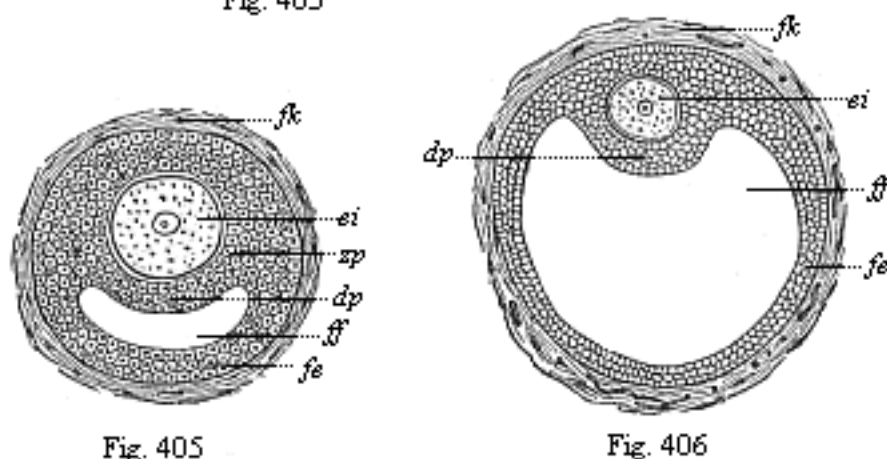
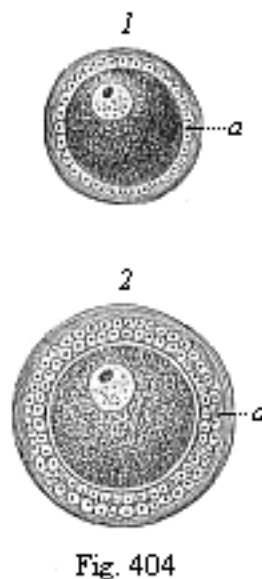
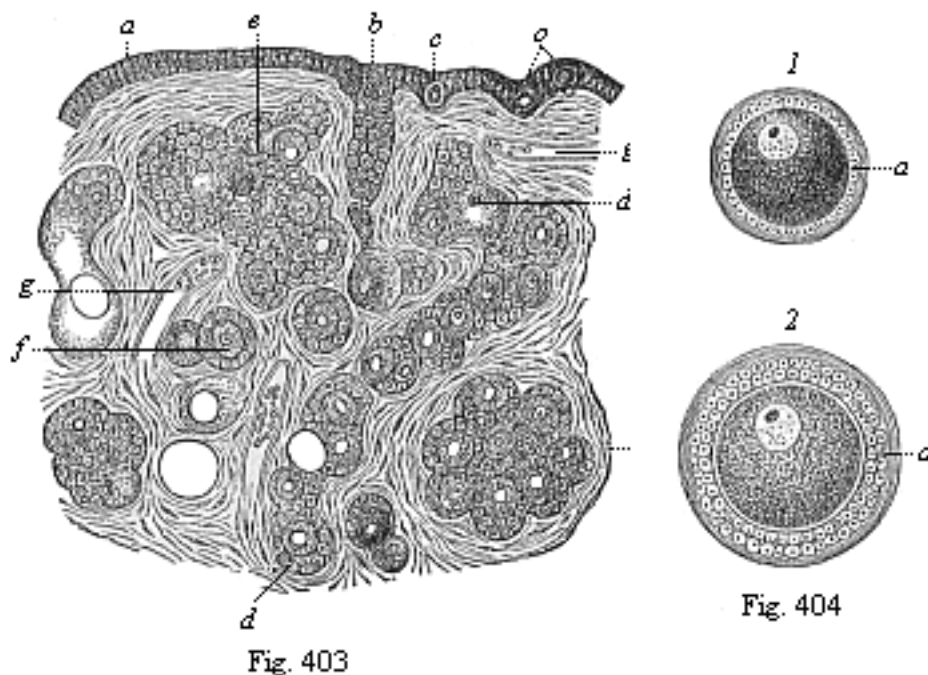


Рис. 403-406 - Происхождение **яйцеклеток человека в женском яичнике**. Рис. 403.

Вертикальный срез яичника новорожденной женщины: *a* эпителий яичника, *b* рудиментарная нить яйцеклеток, *c* молодые яйцеклетки в эпителии, *d* длинная нить яйцеклеток с образованием фолликула (трубка Пфлюгера), *e* группа молодых фолликулов, *f* изолированный молодой фолликул, *g* кровеносные сосуды в соединительной ткани (строме) яичника. В строме молодые яйцеклетки отличаются значительным размером от окружающих фолликулов. (Из Вальдейера.)

Рис. 404 - Два **молодых фолликула Граафа**, изолированные. В *первом* фолликуле клетки еще образуют простой, а во *втором* - двойной слой вокруг молодой яйцеклетки; во *втором* они начинают формировать оволемму или zona pellucida (*a*).

Рис. 405 и 406 - два **старых фолликула Граафа**, в которых жидкость начинает накапливаться внутри эксцентрично утолщенной эпителиальной массы фолликулярных клеток (рис. 405 - мало, 406 - много фолликулярной воды). *ei* молодая яйцеклетка с эмбриональным пузырьком и пятном, *zp* оволемма или zona pellucida, *dp* диск пролигера, образованный из скопления фолликулярных клеток, окружающих яйцеклетку, *ff* фолликулярная жидкость (*liquor folliculi*), собирающаяся внутри расслоенного фолликулярного эпителия (*fe*), *fk* соединительнотканная фиброзная капсула граафова фолликула (*theca folliculi*).

У самцов млекопитающих происходит такое же слияние Мюллерова и Вольфова протоков на их нижних концах. Здесь они снова образуют единый половой канатик (рис. 397 *g*), который аналогичным образом открывается в оригинальный мочеполовой синус, развивающийся из самого нижнего отдела мочевого пузыря (*v*). Но если у самцов млекопитающих вольфовы протоки развиваются в постоянные спермадукты, то от мюллеровых протоков остались лишь рудиментарные реликты. Наиболее заметным из них является "мужская матка" (*uterus masculinus*), происходящая из самой нижней сросшейся части протоков и соответствующая женской матке. Это небольшой колбовидный пузырек, не имеющий физиологического значения, который открывается в мочеиспускательный канал между двумя семявыносящими протоками и складками предстательной железы (*vesicula prostatica*).

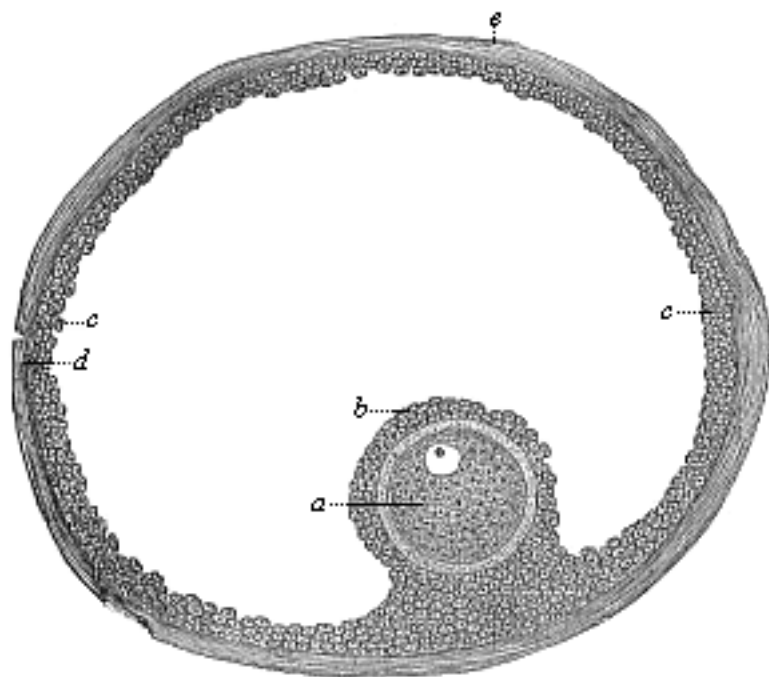


Рис. 407 - **зрелый граафов фолликул человека.** *a* зрелая яйцеклетка, *b* окружающие фолликул клетки, *c* эпителиальные клетки фолликула, *d* фиброзная мембрана фолликула, *e* его наружная поверхность.

Внутренние половые органы млекопитающих претерпевают весьма характерные изменения положения. Сначала половые железы обоих полов находятся глубоко в брюшной полости, у внутреннего края примитивных почек (рис. 386 *г*, 392 *к*), прикрепленных к позвоночному столбу короткой брыжейкой (*мезорхиум* у самца, *мезоварий* у самки). Но такое первичное расположение сохраняется постоянно только у однопроходных (и низших позвоночных). У всех остальных млекопитающих (как сумчатых, так и плацентарных) они покидают свою первоначальную колыбель и перемещаются более или менее далеко вниз (или кзади), следуя направлению связки, которая идет от примитивных почек к паховой области брюшной стенки. Это паховая связка примитивных почек, известная у мужчин как Хантериевская связка (рис. 400 *gh*), а у женщин как "круглая материнская связка" (рис. 401 *г*). У женщины яичники в большей или меньшей степени продвигаются к малому тазу или вообще входят в него. У мужчины яички выходят из брюшной полости и проникают через паховый канал в мешковидную складку наружной кожи. Когда правая и левая складки ("половые припухлости") соединяются вместе, они образуют *мошонку*. Различные млекопитающие представляют нам последовательные стадии этого смещения. У слона и кита яички опускаются совсем немного и остаются под почками. У многих грызунов и

карназий они попадают в паховый канал. У большинства высших млекопитающих они проходят через него в мошонку. Как правило, паховый канал закрывается. Когда он остается открытым, яички могут периодически выходить в мошонку, а во время половой охоты снова уходить в брюшную полость (как у многих сумчатых, грызунов, летучих мышей и т. д.).

Строение наружных половых органов - копулятивных органов, передающих оплодотворяющую сперму от мужского организма к женскому во время копуляции, - также характерно для млекопитающих. Подобные органы отсутствуют у большинства других позвоночных. У тех, кто живет в воде (например, *Acrania* и *Cyclostomes*, а также большинство рыб), яйцеклетки и сперматозоиды просто выбрасываются в воду, где их соединение и оплодотворение оставлены на волю случая. Но у многих рыб и амфибий, которые являются живородящими, сперма попадает непосредственно в организм самки, и так происходит у всех амниот (рептилий, птиц и млекопитающих). У них мочевые и половые органы всегда открываются первоначально в последний отдел прямой кишки, которая таким образом образует клоаку (с. 249). Среди млекопитающих такое расположение постоянно только у однопроходных, от которых оно и получило свое название (рис. 399 *cl*). У всех остальных млекопитающих в клоаке развивается передняя перегородка (у человеческого эмбриона примерно в начале третьего месяца), которая делит ее на две полости. Передняя полость принимает мочеполовой канал и является единственным местом выхода мочи и половых продуктов; задняя, или анальная, полость пропускает только экскременты.

Еще до того, как эта перегородка сформировалась у сумчатых и плацентарных, мы видим первые следы наружных половых органов. Сначала на передней границе клоачного отверстия поднимается конический выступ - половой протуберанец (*фаллос*, рис. 402 *A, e, B, e*). На вершине он вздувается в форме булавы ("желудевая" *головка*). На его нижней стороне есть борозда, половая борозда (*sulcus genitalis, f*), а с каждой стороны от нее - складка кожи, "половая подушечка" (*torus genitalis, h l*). Половой бугорок, или фаллос, - главный орган полового чувства (с. 282); по нему проходят половые нервы, которые и являются главными органами специфических половых ощущений. Поскольку эректильные тела (*corpora cavernosa*) развиваются в мужском фаллосе благодаря особым изменениям кровеносных сосудов, он становится способным периодически эрегировать при сильном притоке крови, становясь жестким, чтобы проникнуть во влагалище женщины и таким образом осуществить копуляцию. У мужчин фаллос превращается в пенис, у женщин - в гораздо меньший клитор, который бывает очень большим только у некоторых приматов (*Ateles*). Препуций ("крайняя плоть") развивается у обоих полов как защитная складка на передней поверхности фаллоса.

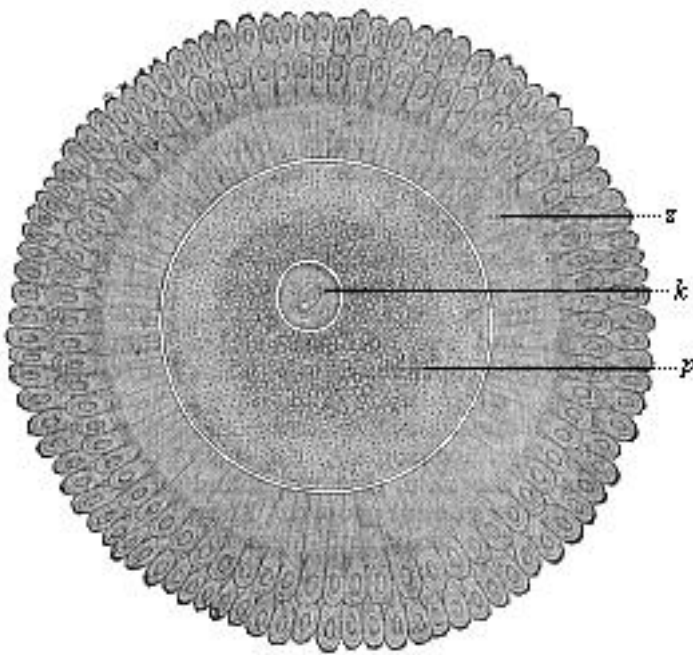


Рис. 408 **Человеческая яйцеклетка** после выхода из фолликула Граафа, окруженная прилипшими клетками *discus proligerus* (в двух лучистых коронах). *z* оволема (*zona pellucida*, с радиальными пористыми каналами), *p* цитосома (протоплазма клеточного тела, более темная внутри, более светлая снаружи), *k* ядро яйцеклетки (эмбрионального пузырька). (Из *Нагеля*.) (Ср. рис. 1 и 14.)

Наружный половой член (*фаллос*) находится на различных стадиях развития в классе млекопитающих, как в отношении размера и формы, так и дифференциации и структуры его различных частей; это особенно относится к конечной части фаллоса, головке, как большей *головке пениса* у самца, так и меньшей *головке клитора* у самки. Часть клоаки, из верхней стенки которой она состоит, относится к *проктодеуму*, эктодермальному впячиванию прямой кишки (с. 311); поэтому на ее эпителиальном покрове могут развиваться такие же роговые наросты, как и на роговом слое эпидермиса. Таким образом, гладкая у человека и высших приматов головка покрыта шипами у многих низших приматов и у кошки, а у многих грызунов - волосками (сурок), чешуйками (морская свинка) или твердыми роговыми наростами (бобр). У многих копытных на головке имеется свободный конический выступ, а у многих жвачных этот "фаллос-щупальце" вырастает в длинный конус, загнутый у основания крючком (как у козла, антилопы, газели и др.). Различные формы фаллоса связаны с вариациями в строении и распределении сенсорных *телец* - настоящих органов полового чувства, которые развиваются в определенных папиллах венечного отростка фаллоса и произошли от обычных тактильных телец венечного отростка в результате эротической адаптации (с. 282).

Формирование *corpora cavernosa*, обуславливающих жесткость фаллоса и его способность проникать во влагалище, за счет определенных особых структур их губчатых сосудистых пространств, также отличается большим разнообразием в стволе позвоночных. У многих видов млекопитающих (особенно у карназиев и грызунов) эта жесткость увеличивается за счет окостенения части фиброзного тела (*corpus fibrosum*). Эта кость полового члена (*os priapi*) очень велика у барсука и собаки и изогнута, как крюк, у куницы; она также очень велика у некоторых низших приматов и далеко выступает за головку. Он отсутствует у

большинства антропоидных обезьян; похоже, что у них (и у человека) он утрачен в результате атрофии.

Половой желобок на нижней стороне фаллоса у самцов принимает устье мочеполового канала и превращается в его продолжение, становясь замкнутым каналом за счет соединения его параллельных краев - мужской уретры. У самки это происходит лишь в некоторых случаях (у некоторых лемуринов, грызунов и кротов); как правило, желобок остается открытым, а границы этого "преддверия влагалища" превращаются в малые половые губы (*нимфеи*). Большие половые губы женщины развиваются из половых щитков (*tori genitales*) - двух параллельных складок кожи, расположенных по обе стороны от генитального желобка. У самца они соединяются вместе и образуют закрытую мошонку. Эти поразительные различия между двумя полами еще нельзя обнаружить у человеческого эмбриона девятой недели. Мы начинаем проследивать их на десятой неделе развития, и они усиливаются пропорционально развитию различий между полами.

Иногда нормальное соединение двух половых щитков у мужчины не происходит, а половая борозда может оставаться открытой (*гипоспадия*). В таких случаях наружные мужские гениталии напоминают женские, и их часто ошибочно считают случаями гермафродизма. Нередко встречаются и другие пороки развития наружных половых органов человека, и некоторые из них представляют большой морфологический интерес. Обратной стороной гипоспадии, при которой половой член расщеплен снизу, является *эписпадия*, при которой уретра открыта сверху. В этом случае мочеполовой канал открывается вверх у дорсального корня полового члена; в первом случае - вниз. Эти и подобные препятствия мешают генеративной способности мужчины и, таким образом, пагубно влияют на все его развитие. Они ясно доказывают, что наша история не направляется "добрым Провидением", а отдана на волю слепого случая.

Мы должны тщательно отличать более редкие случаи настоящего гермафродизма от предыдущих. Он встречается только в тех случаях, когда основные органы размножения, половые железы обоих видов, объединены у одной особи. В этих случаях либо яичник развивается справа, а яичко - слева (или *наоборот*), либо яички и яичники имеются с обеих сторон, причем одни более, а другие менее развиты. Поскольку гермафродизм, вероятно, был изначальным устройством всех позвоночных, а разделение полов последовало лишь за более поздней их дифференциацией, эти любопытные случаи не представляют теоретической трудности. Но они редко встречаются у человека и высших млекопитающих. С другой стороны, мы постоянно находим первоначальный гермафродизм у некоторых низших позвоночных, таких как *Muxinoides*, многие рыбы типа окунеобразных (*serranus*) и некоторые из *Amphibia* (кольчатая змея, жаба). В этих случаях у самца часто имеется рудиментарный яичник на переднем конце яичка, а у самки - рудиментарное, неактивное яичко. У карпа и некоторых других рыб это встречается изредка. Мы уже видели, как следы раннего гермафродизма прослеживаются в проходах *Amphibia*.

Человек точно сохранил основные черты своей стволовой истории в онтогенезе своих мочевых и половых органов. Мы можем проследить их развитие шаг за шагом в человеческом эмбрионе в той же прогрессирующей градации, которая представляется нам при сравнении мочеполовых органов у *Acrania*, *Cyclostomes*; рыб, *Amphibia*, *Reptiles*, а затем (в ряду млекопитающих) у *Monotremes*, *Marsupials* и различных *Placentals*. Все особенности строения мочеполовой системы, отличающие млекопитающих от остальных позвоночных, есть и у человека, а по всем особым структурным признакам он похож на обезьян, особенно на антропоидных приматов. В доказательство того, что особенности млекопитающих были унаследованы человеком, я укажу в заключение на идентичный способ формирования

яйцеклетки в яичнике. У всех млекопитающих зрелые яйцеклетки содержатся в специальных капсулах, которые известны как *фолликулы Граафа*, в честь их первооткрывателя Роджера де Граафа (1677). Раньше предполагалось, что это сами яйцеклетки; но Бэр обнаружил яйцеклетки внутри фолликулов (стр. 16). Каждый фолликул (рис. 407) состоит из круглой фиброзной капсулы (*d*), которая содержит жидкость и выстлана несколькими слоями клеток (*c*). В одном месте этот слой утолщен, как бугорок (*b*); эта капсула заключает в себе собственно яйцеклетку (*a*). Яичник млекопитающих первоначально представляет собой очень простое овальное тело (рис. 387 *g*), состоящее только из соединительной ткани и кровеносных сосудов, покрытое слоем клеток, эпителием яичника или зародышевым эпителием самки. От этого зародышевого эпителия отходят нити клеток в соединительную ткань или "строму" яичника (рис. 403 *б*). Некоторые из клеток этих нитей (или трубок Пфлюгера) увеличиваются и превращаются в яйцеклетки (примитивные яйцеклетки, *в*); но подавляющее большинство остается маленьким и образует защитный и питательный слой клеток вокруг каждой яйцеклетки - "фолликулоэпителий" (*д*).

Фолликулоэпителий млекопитающего имеет сначала один слой (рис. 404 1), а затем несколько (2). Действительно, у всех других позвоночных яйцеклетки заключены в мембрану, или "фолликул", состоящий из более мелких клеток. Но только у млекопитающих жидкость скапливается между растущими клетками фолликула и превращает фолликул в большую круглую капсулу, на внутренней стенке которой с одной стороны лежит яйцеклетка (рис. 405, 406). Здесь, как и во всей своей морфологии, человек неопровержимо доказывает свое происхождение от млекопитающих.

У низших позвоночных образование яйцеклеток в зародышевом эпителии яичника продолжается всю жизнь, но у высших оно ограничивается ранними стадиями или даже периодом эмбрионального развития. У человека она, по-видимому, прекращается на первом году жизни; на втором году мы не находим ни новообразованных яйцеклеток, ни цепочек яйцеклеток (трубок Пфлюгера). Однако у молодой девушки количество яйцеклеток в двух яичниках очень велико; у половозрелой девы их насчитывается 72 000. По производству яйцеклеток мужчины напоминают большинство антропоидных приматов.

Вообще говоря, естественная история половых органов человека - один из тех разделов антропологии, которые наиболее убедительно доказывают животное происхождение человеческой расы. Любой человек, ознакомившийся с фактами и беспристрастно взвесивший их, придет к выводу, что только на их основании мы произошли от низших позвоночных. Более крупное и детальное строение, действие и эмбриологическое развитие половых органов у человека точно такое же, как и у обезьян. Это в равной степени относится к мужским и женским, внутренним и внешним органам. Различия, которые мы находим в этом отношении между человеком и антропоидными обезьянами, гораздо меньше, чем различия между разными видами приматов. Но все обезьяны, несомненно, имеют общее происхождение и произошли от давно исчезнувшей раннетретичной стволовой формы, которую мы должны проследить до ветви лемуринов. Если бы перед нами была эта неизвестная питекоидная стволовая форма, мы, несомненно, поместили бы ее в порядок настоящих обезьян в системе приматов; но в рамках этого порядка мы не можем, по анатомическим и онтогенетическим причинам, которые мы видели, отделить человека от группы антропоидных обезьян. Таким образом, и здесь, на основании принципа питекантропа, сравнительная анатомия и онтогенез с полной уверенностью доказывают происхождение человека от обезьяны.

Глава XXX.

РЕЗУЛЬТАТЫ АНТРОПОГЕНЕЗА

Теперь, когда мы прошли через удивительную область человеческой эмбриологии и знакомы с ее основными частями, будет хорошо оглянуться назад на пройденный путь и вперед на дальнейший путь к истине, на который он нас привел. Мы начали с простейших фактов онтогенеза, или развития индивидуума, - с наблюдений, которые мы в любой момент можем повторить и проверить с помощью микроскопических и анатомических исследований. Первый и самый важный из этих фактов заключается в том, что каждый человек, как и любое другое животное, начинает свое существование как простая клетка. Эта круглая яйцеклетка имеет ту же характерную форму и происхождение, что и яйцеклетка любого другого млекопитающего. Из нее таким же образом, как и у всех плацентарных, путем многократного расщепления развивается многоклеточная бластула. Она превращается в гастролу, а та, в свою очередь, в бластоцисту (или эмбриональный пузырек). Два слоя клеток, составляющих ее стенку, - это первичные зародышевые слои, кожный (эктодерма) и кишечный (энтодерма). Эта двухслойная эмбриональная форма является онтогенетическим воспроизведением чрезвычайно важной филогенетической стволовой формы всех Metazoa, которую мы называли *Gastræa*. Поскольку человеческий эмбрион проходит через форму гастролы, как и все остальные Metazoa, мы можем проследить его филогенетическое происхождение до *Gastræa*.

Продолжая следить за эмбриональным развитием двухслойной структуры, мы увидели, что сначала между двумя первичными слоями появляется третий, или средний слой (мезодерма); когда он делится на два, мы имеем четыре вторичных зародышевых слоя. У человека они имеют точно такой же состав и генетическое значение, как и у всех остальных позвоночных. Из кожно-сенсорного слоя развиваются эпидермис, центральная нервная система и основная часть органов чувств. Из кожно-волокнутого слоя образуются кортиций и двигательные органы - скелет и мышечная система. Из кишечного-волокнутого слоя развиваются сосудистая система, мышечная стенка кишечника и половые железы. Наконец, только слой кишечника образует эпителий, или внутренний клеточный слой слизистой оболочки пищеварительного канала и желез (легких, печени и т. д.).

Способ возникновения этих различных систем органов из вторичных зародышевых слоев у человека, как и у всех других позвоночных, в основном одинаков. Изучая эмбриональное развитие каждого органа, мы убедились, что человеческий зародыш следует особым линиям дифференциации и строения, которые встречаются только у позвоночных. В пределах этого обширного ствола мы шаг за шагом проследили развитие как всего организма в целом, так и его различных частей. Это высшее развитие следует в человеческом эмбрионе за формой, свойственной млекопитающим. Наконец, мы увидели, что даже в пределах этого класса различные филогенетические стадии, которые мы выделяем в естественной классификации млекопитающих, соответствуют онтогенетическим стадиям, через которые проходит человеческий эмбрион в процессе своей эволюции. Таким образом, мы смогли точно определить положение человека в этом классе и установить его связь с различными порядками млекопитающих.

Линия аргументации, которой мы придерживались в этом объяснении онтогенетических фактов, была просто последовательным применением биогенетического закона. При этом мы всегда строго учитывали различие между палингенетическими и ценогенетическими явлениями. Только палингенез (или "синоптическое развитие") позволяет нам делать выводы от наблюдаемой эмбриональной формы к стволовой форме, сохраняемой

наследственностью. Такое умозаключение становится более или менее шатким, если произошел кеногенез, или нарушение развития, обусловленное новыми адаптациями. Мы не сможем понять эмбриональное развитие, если не осознаем этого очень важного различия. Здесь мы стоим у той самой границы, которая разделяет старую и новую науку или философию природы. Все результаты последних морфологических исследований непреодолимо заставляют нас признать биогенетический закон и его далеко идущие последствия. Правда, они несовместимы с легендами и доктринами прежних времен, которые были внушены нам религиозным воспитанием. Но без *биогенетического закона*, без различия между *палингенезом* и *кеногенезом*, без теории *эволюции*, на которой мы основываемся, совершенно невозможно понять факты органического развития; без них мы не можем бросить ни малейшего отблеска объяснения на это чудесное поле явлений. Но когда мы признаем причинную корреляцию онтогенеза и филогенеза, выраженную в этом законе, удивительные факты эмбриологии поддаются очень простому объяснению; оказывается, что они являются необходимыми механическими эффектами эволюции ствола, определяемыми законами наследственности и адаптации. Коррелятивное действие этих законов под универсальным влиянием борьбы за существование, или, как мы можем сказать одним словом вместе с Дарвином, "естественного отбора", полностью адекватно объясняет весь процесс эмбриологии в свете филогенеза. Главная заслуга Дарвина состоит в том, что он объяснил своей теорией отбора взаимосвязь законов наследственности и адаптации, которую признавал Ламарк, и указал верный путь к причинно-следственной интерпретации эволюции.

Явление, которое необходимо признать в этой связи, - наследование функциональных вариаций. Жан Ламарк первым осознал его фундаментальную важность в 1809 году, и поэтому мы можем по праву дать название "ламаркизм" теории происхождения, которую он на нем основал. Поэтому радикальные противники последней очень правильно направили свои атаки главным образом против первой. Один из самых выдающихся и самых узколобых из этих противников, Вильгельм Хис, утверждает, что "характеристики, приобретенные в жизни индивида, не наследуются".

Наследование приобретенных признаков отрицают не только убежденные противники эволюции, но даже ученые, признающие ее и внесшие большой вклад в ее становление, особенно Вейсман, Гальтон, Рей Ланкестер и др. С 1884 года главным оппонентом стал Август Вейсман, оказавший наибольшую услугу в развитии дарвиновской теории отбора. В своей работе *"Непрерывность зародышевой плазмы"* и в недавних превосходных *"Лекциях по теории происхождения"* (1902) он с большим успехом отстаивал мнение, что "последующим поколениям могут передаваться только те признаки, которые в рудиментарной форме содержались в зародыше". Однако эта теория зародышевой плазмы с ее попыткой объяснить наследственность - всего лишь "предварительная молекулярная гипотеза"; это одна из тех метафизических спекуляций, которые приписывают эволюционные явления исключительно внутренним причинам, а влияние окружающей среды считают незначительным. Герберт Спенсер, Теодор Эймер, Лестер Уорд, Херинг и Зендер указывали на несостоятельные последствия этой позиции. Я изложил свой взгляд на нее в десятом издании *"Истории творения"* (стр. 192, 203). Вместе с Ламарком и Дарвином я считаю, что наследственная передача приобретенных признаков - одно из важнейших явлений в биологии, доказанное тысячами морфологических и физиологических опытов. Это необходимая основа теории эволюции.

Из многочисленных и весомых аргументов в пользу истинности этой концепции эволюции я пока укажу лишь на бесценные свидетельства дистеологии, науки о рудиментарных органах.

Мы не можем слишком часто или слишком сильно настаивать на огромном морфологическом значении этих замечательных органов, которые совершенно бесполезны с физиологической точки зрения. Мы находим некоторые из этих бесполезных частей, унаследованных от наших низших позвоночных предков, в каждой системе органов человека и высших позвоночных. Так, на коже мы сразу же обнаруживаем скудный и зачаточный волосяной покров, полностью развитый только на голове, за плечами и на некоторых других участках тела. Короткие волоски на большей части тела совершенно бесполезны и лишены физиологической ценности; они являются последним реликтом более густого волосяного покрова наших симовых предков. Сенсорный аппарат представляет собой ряд самых замечательных рудиментарных органов. Мы видели, что вся раковина наружного уха с ее хрящами, мышцами и кожей является у человека бесполезным придатком и не имеет того физиологического значения, которое ей приписывали раньше. Это вырожденный остаток заостренного, свободно двигающегося и более совершенного уха млекопитающих, мышцы которого у нас еще есть, но мы не можем ими работать. Во внутреннем углу глаза мы обнаружили маленькую, любопытную, полулунную складку, которая не приносит нам никакой пользы и интересна только как последний реликт никтирующей мембраны, третьего, внутреннего века, имевшего четкое физиологическое назначение у древних акул и сохранившегося у многих амниот.

Двигательный аппарат, как скелетный, так и мышечный, дает ряд интересных дистелеологических аргументов. Достаточно вспомнить выступающий хвост человеческого эмбриона с рудиментарными хвостовыми позвонками и мышцами; он совершенно бесполезен у человека, но очень интересен как дегенеративный реликт длинного хвоста наших симовых предков. От них мы также унаследовали различные костные отростки и мышцы, которые были им очень полезны при лазании по деревьям, но бесполезны для нас. На различных участках кожи у нас есть кожные мышцы, которыми мы никогда не пользуемся, - остатки сильно развитой кожной мышцы у наших предков из низших млекопитающих. Этот "панникулус карнозус" выполнял функцию сокращения и складки кожи, чтобы отгонять мух, что мы каждый день наблюдаем у лошади. Еще один реликт этой большой кожной мышцы у нас - лобная мышца, с помощью которой мы сгибаем лоб и поднимаем брови; но есть и другой значительный реликт - большая кожная мышца шеи (*platysma myoides*), над которой у нас нет добровольного контроля.

Не только в системах органов животных, но и в растительном аппарате мы находим ряд рудиментарных органов, многие из которых мы уже заметили. В пищеварительном аппарате есть вилочковая железа и щитовидная железа, место зоба и реликт реснитчатого желобка, который у Tunicates и Acrania все еще сохраняется в жаберном паньере; есть также паразитирующий аппендикс к цекуму. В сосудистой системе мы имеем ряд бесполезных шнуров, представляющих собой реликты атрофированных сосудов, которые когда-то были активными кровеносными каналами - *ductus Botalli* между легочной артерией и аортой, *ductus venosus Arantii* между воротной веной и полой веной, и многие другие. Особенно интересны многочисленные рудиментарные органы мочевого и полового аппарата. Как правило, они развиты у одного пола и рудиментарны у другого. Так, спермадукты формируются из вольфовых протоков у самцов, тогда как у самок мы имеем лишь рудиментарные следы их в каналах Гаертнера. С другой стороны, у самки яйцеводы и матка развиваются из мюллеровых протоков, тогда как у самца только самые нижние их концы остаются в виде "мужской матки" (*vesicula prostatica*). Опять же, у самца в сосках и молочных железах есть зачатки органов, которые обычно активны только у самки.

Тщательное анатомическое изучение человеческого каркаса откроет нам множество других рудиментарных органов, и объяснить их можно только с помощью теории эволюции. Роберт Видерсхайм собрал большое их количество в своей работе *"Человеческий каркас как свидетель его прошлого"*. Они являются одними из самых весомых доказательств истинности механической концепции и самыми сильными опровержениями телеологического взгляда. Если бы, как требует последняя, человек или любой другой организм был изначально спроектирован и приспособлен для своих жизненных целей и появился на свет в результате творческого акта, существование этих рудиментарных органов было бы неразрешимой загадкой; было бы невозможно понять, зачем Творец возложил на свои создания это бесполезное бремя, чтобы пройти путь, который сам по себе отнюдь не прост. Но теория эволюции дает им самое простое объяснение. Она гласит: Рудиментарные органы - это части тела, вышедшие из употребления в течение веков; они имели определенные функции у наших животных предков, но утратили свое физиологическое значение. В результате новых приспособлений они стали ненужными, но передаются из поколения в поколение по наследству и постепенно атрофируются.

Не только эти рудиментарные части, но и все органы нашего тела мы унаследовали от млекопитающих - примерно от обезьян. В человеческом теле нет ни одного органа, который не был бы унаследован от обезьян. На самом деле с помощью биогенетического закона мы можем проследить происхождение различных систем органов гораздо дальше, вплоть до самых низких ступеней нашей прародины. Например, мы можем сказать, что самые древние органы тела, внешнюю кожу и внутреннюю оболочку пищеварительной системы, мы унаследовали от *Gastræads*; нервную и мышечную системы - от *Platodes*; сосудистую систему, полость тела и кровь - от *Vermalia*; хорду и ветвистую кишку - от *Prochordonia*; сочленения тела - у *Acrania*; примитивный череп и высшие органы чувств - у *Cyclostomes*; конечности и челюсти - у *Selachii*; пятипалая лапа - у *Amphibia*; нёбо - у *Reptiles*; волосной покров, молочные железы и наружные половые органы - у *Pro-mammals*. Когда мы сформулировали "закон онтогенетической связи систематически родственных форм" и определили относительный возраст органов, мы увидели, как можно делать филогенетические выводы из онтогенетической последовательности систем органов.

С помощью этого важного закона и сравнительной анатомии мы также смогли определить "место человека в природе", или, как мы выражаемся, присвоить человеку его позицию в классификации животного царства. В современной зоологической классификации животный мир делится на двенадцать стеблей или фил, которые в широком смысле подразделяются на шестьдесят классов, а эти классы - на не менее чем 300 порядков. По своей организации человек, несомненно, является, во-первых, членом одного из этих стеблей, стебля позвоночных; во-вторых, членом одного определенного класса в этом стебле, класса млекопитающих; и, в-третьих, одного определенного порядка, порядка приматов. Он обладает всеми характеристиками, которые отличают позвоночных от остальных одиннадцати стеблей животных, млекопитающих - от остальных шестидесяти классов, а приматов - от 300 других порядков животного царства. Можно сколько угодно крутить и вертеть головой, но от этого факта анатомии и классификации никуда не деться. В последние годы этот факт вызвал множество дискуссий и особенно споров относительно конкретного анатомического родства человека с приматами. По этому "обезьяньему вопросу", или "питекантропной теории", были выдвинуты самые любопытные мнения. Поэтому будет не лишним еще раз углубиться в этот вопрос и отделить существенное от несущественного. (Ср. с. 261-5.)

Начнем с того неоспоримого факта, что человек в любом случае - независимо от того, принимаем мы или отвергаем его особое кровное родство с обезьянами - является настоящим млекопитающим; по сути, плацентарным млекопитающим. Этот фундаментальный факт можно в любой момент так легко доказать на основе сравнительной анатомии, что он был признан всеми с момента отделения плацентарных от низших млекопитающих (сумчатых и однопроходных). Но для каждого последовательного сторонника теории эволюции должно сразу же следовать, что человек происходит от общей стволовой формы со всеми другими плацентарными, от стволового предка плацентарных, так же как мы должны признать общего мезозойского предка всех млекопитающих. Это, однако, не решит окончательно великий и жгучий вопрос о месте человека в природе, независимо от того, признаем ли мы его более близкое или более отдаленное родство с обезьянами. Независимо от того, является ли человек членом отряда обезьян (или, если хотите, приматов) в филогенетическом смысле, в любом случае его прямое кровное родство с остальными млекопитающими, и особенно с плацентарными, установлено. Не исключено, что родство различных порядков млекопитающих между собой отличается от того, что мы гипотетически предполагаем сегодня. Но в любом случае общее происхождение человека и всех остальных млекопитающих от одной стволовой формы не вызывает сомнений. Этот давно вымерший проаммал, вероятно, произошел от прорептилий в триасовом периоде и, безусловно, должен рассматриваться как монотремный и яйцекладущий предок всех млекопитающих.

Если мы будем твердо придерживаться этого фундаментального и самого важного тезиса, мы увидим "обезьяний вопрос" в совершенно ином свете, чем тот, в котором он обычно рассматривается. Не нужно много размышлять, чтобы понять, что он не так уж и важен, как о нем говорят. Происхождение человеческой расы от ряда предков млекопитающих и историческая эволюция этих предков от более раннего ряда предков низших позвоночных, вместе со всеми весомыми выводами, которые каждый вдумчивый человек делает из этого, остаются нетронутыми; до тех пор, пока это касается, не имеет значения, считаем ли мы настоящих "обезьян" нашими ближайшими предками или нет. Но поскольку во всем вопросе о происхождении человека стало модным делать главный акцент на "происхождении от обезьян", я вынужден вернуться к нему еще раз и напомнить факты сравнительной анатомии и онтогении, которые дают решающий ответ на этот "обезьяний вопрос".

Самый короткий путь к достижению нашей цели - это путь, пройденный Хаксли в 1863 году в его талантливой работе, которую я уже часто цитировал, *"Место человека в природе"*, - путь сравнительной анатомии и онтогенеза. Мы должны беспристрастно сравнить все органы человека с теми же органами высших приматов, а затем проверить, являются ли различия между ними большими, чем соответствующие различия между высшими и низшими приматами. Неоспоримым и неопровержимым результатом этого сравнительно-анатомического исследования, проведенного с величайшей тщательностью и беспристрастностью, стал принцип *pithecometra*, который мы называли законом Хакслея в честь его создателя - а именно, что различия в организации между человеком и наиболее развитыми из известных нам обезьян гораздо меньше, чем соответствующие различия в организации между высшими и низшими обезьянами. Мы можем даже дать более точную формулу этому закону, исключив платирринов или американских обезьян как дальних родственников и ограничив сравнение более узким семейным кругом катарринов, обезьян Старого Света. В пределах этой небольшой группы млекопитающих мы обнаружили, что структурные различия между низшими и высшими катарриновыми обезьянами - например, бабуином и гориллой - гораздо больше, чем различия между антропоидными обезьянами и человеком. Если теперь мы обратимся к онтогенезу и обнаружим, согласно нашему "закону онтогенетической связи систематически родственных форм", что зародыши антропоидных

обезьян и человека сохраняют свое сходство дольше, чем зародыши высших и низших обезьян, мы будем вынуждены, хотим мы того или нет, признать свое происхождение из порядка приматов. Из приведенных выше фактов сравнительной анатомии мы, несомненно, можем составить в воображении приблизительную картину облика наших ранних третичных предков; как бы мы ни детализировали ее, это будет картина настоящей обезьяны, причем обезьяны явно катарриновой. Это было настолько хорошо показано Хаксли (1863), что недавние нападки Клаатша, Вирхова и других антропологов потерпели полный крах (см. с. 263-264). Все структурные признаки, отличающие катарринов от платирринов, встречаются у человека. Следовательно, в генеалогии млекопитающих мы должны вывести человека непосредственно из группы катарринов и поместить происхождение человеческой расы в Старом Свете. Только ранняя корневая форма, от которой произошли оба вида, была общей для них.

Таким образом, для всех беспристрастных ученых бесспорно установлено, что человеческая раса происходит непосредственно от обезьян Старого Света; но в то же время я повторяю, что это не так важно в связи с главным вопросом о происхождении человека, как принято считать. Даже если мы полностью проигнорируем его, все, что мы узнали из зоологических фактов сравнительной анатомии и онтогенеза о плацентарном характере человека, останется нетронутым. Они неопровержимо доказывают общее происхождение человека и всех остальных млекопитающих. Далее, главный вопрос ничуть не пострадает, если будет сказано: "Верно, что человек - млекопитающее; но он разошелся в самом корне класса со всеми остальными млекопитающими и не имеет более близкого родства ни с одной из ныне живущих групп млекопитающих". В любом случае, если мы рассмотрим отношение класса млекопитающих к шестидесяти другим классам животного мира, родство будет более или менее тесным. Совершенно точно, что все млекопитающие, включая человека, имели общее происхождение; и столь же точно, что их общие стволовые формы постепенно развились из длинного ряда низших позвоночных.

Сопротивление теории происхождения от обезьян у большинства людей объясняется скорее чувствами, чем разумом. Они отказываются от мысли о таком происхождении только потому, что видят в обезьяньем организме карикатуру на человека, искаженное и непривлекательное изображение себя, потому что это задевает эстетическое самодовольство и самолюбие человека. Гораздо лестнее думать, что мы произошли от какого-то возвышенного и богоподобного существа; поэтому с древнейших времен человеческому тщеславию было приятно верить в наше происхождение от богов или полубогов. Церковь, с помощью софистического переворачивания идей, в котором она мастер, преуспела в представлении этого нелепого тщеславия как "христианского смирения"; и те самые люди, которые с ужасом отвергают идею животного происхождения и считают себя "детьми Божьими", любят говорить о своем "смирненном чувстве рабства". В большинстве проповедей, которые льются с кафедр и алтарей против доктрины эволюции, человеческое тщеславие и самомнение являются заметным элементом; и хотя мы унаследовали эту характерную слабость от обезьян, мы должны признать, что развили ее до более высокой степени, которая полностью отрицается здоровым и нормальным интеллектом. Нас очень забавляют все эти детские глупости, которые нелепая гордость предками сохраняет со Средних веков до наших дней; и все же в большинства людей присутствует большое количество этого пустого чувства. Как большинство людей предпочитают вести свой род от какого-нибудь выродившегося барона или знаменитого принца, а не от неизвестного крестьянина, так и большинство мужчин предпочли бы иметь в качестве родителя расы грешного и падшего Адама, а не прогрессирующую и энергичную обезьяну. Это дело вкуса, и в этой степени мы не можем спорить по поводу этих генеалогических

тенденций. Лично мне понятие восхождения более близко, чем понятие нисхождения. Мне кажется более приятным быть продвинутым потомком симулянта, который постепенно развивался из низших млекопитающих в борьбе за жизнь, чем дегенеративным потомком богоподобного существа, созданного из глыбы и павшего за свои грехи, и Евы, созданной из одного из его ребер. Говоря о ребре, я могу добавить к сказанному о развитии скелета, что количество ребер у мужчины и женщины одинаково. У обоих ребра формируются из среднего зародышевого слоя и являются, с филогенетической точки зрения, нижними или вентральными позвоночными дугами.

Однако говорят: "Это все хорошо, что касается человеческого тела; на основании приведенных фактов невозможно сомневаться в том, что оно действительно постепенно развилось из длинного ряда предков позвоночных. Но совсем другое дело - разум, или душа человека; он не может быть развит из души позвоночных" ^[35]. Посмотрим, ли мы сможем ответить на это серьезное требование, опираясь на хорошо известные факты сравнительной анатомии, физиологии и эмбриологии. Лучше всего начать со сравнительного изучения душ различных групп позвоночных. Здесь мы находим такое огромное разнообразие душ позвоночных, что на первый взгляд кажется совершенно невозможным отнести их всех к общему "Примитивному позвоночному". Вспомните крошечного Амфиокса, у которого нет настоящего мозга, а есть лишь простая медуллярная трубка, и вся его психическая жизнь находится на самой низкой ступени среди позвоночных. Следующая группа циклостомов еще очень ограничена, хотя у них есть мозг. Когда мы переходим к рыбам, мы видим, что их интеллект остается на очень низком уровне. Мы не видим существенного прогресса в умственном развитии, пока не переходим к амфибиям и рептилиям. Еще больший прогресс наблюдается, когда мы переходим к млекопитающим, хотя даже здесь разум однопроходных и глупых сумчатых остается на низком уровне. Но когда мы переходим от них к плацентарным, то обнаруживаем внутри этой обширной группы такое количество важных стадий дифференциации и прогресса, что психические различия между наименее разумными (такими, как ленивцы и броненосцы) и наиболее разумными плацентарными (такими, как собаки и обезьяны) намного больше, чем психические различия между низшими плацентарными и сумчатыми или однопроходными. И уж точно эти различия намного больше, чем различия в умственных способностях между собакой, обезьяной и человеком. Тем не менее все эти животные являются генетически связанными членами одного природного класса.

[\[35\]](#) Английский читатель узнает здесь любопытную позицию доктора Уоллеса и покойного доктора Миварта.- Переводчик.

Мы видим это в еще более удивительной степени в сравнительной психологии другого класса животных, который особенно интересен по многим причинам - класса насекомых. Хорошо известно, что у многих насекомых мы находим такую степень интеллекта, которая встречается только у человека среди позвоночных. Все знают о знаменитых сообществах и государствах пчел и муравьев, а также о весьма примечательной социальной организации в них, которую мы находим среди более развитых рас людей, но не среди других групп животных. Мне достаточно упомянуть о социальной организации и управлении монархическими пчелами и муравьями-республиканцами, а также об их разделении на различные состояния - королевы, трутни, дворяне, рабочие, воспитатели, солдаты и т. д. Одним из самых примечательных явлений в этой интереснейшей провинции является скотоводство муравьев, которые выращивают растительных вшей как дойных коров и регулярно добывают их медовый сок. Еще более примечательно рабовладение больших рыжих муравьев, которые крадут молодняк маленьких черных муравьев и воспитывают их как

рабов. Давно известно, что эти политические и социальные механизмы муравьев обусловлены сознательным сотрудничеством бесчисленных граждан, и что они понимают друг друга. Ряд недавних наблюдателей, в частности Фриц Мюллер, сэр Дж. Лаббок (лорд Эйвбери) и Август Форель, поставили поразительную степень интеллекта этих крошечных сочленов под сомнение.

Сравните с ними умственную жизнь многих низших, особенно паразитических насекомых, как это сделал Дарвин. Вот, например, насекомое кохиня (*Coccus*), которое во взрослом состоянии имеет неподвижное, щитообразное тело, прикрепленное к листьям растений. Его ноги атрофированы. Его рыльце утопает в тканях растений, из которых он поглощает сок. Вся психическая жизнь этих инертных самок-паразитов заключается в удовольствии, которое они испытывают от сосания сока растений, и в половых контактах с самцами. То же самое происходит с личинкоподобными самками веерной мухи (*Strepsitera*), которые проводят свою жизнь паразитически и неподвижно, без крыльев и ног, в брюшке осы. Здесь не может быть и речи о высшем психическом воздействии. Если сравнить этих вялых паразитов с умными и активными муравьями, то придется признать, что психические различия между ними гораздо больше, чем психические различия между низшими и высшими млекопитающими, между однопроходными, сумчатыми и броненосцами, с одной стороны, и собакой, обезьяной или человеком - с другой. Однако все эти насекомые принадлежат к одному классу членистоногих, как и все млекопитающие принадлежат к одному и тому же классу. И как любой последовательный эволюционист должен признать общую форму стебля для всех этих насекомых, так же он должен признать ее и для всех млекопитающих.

Если мы теперь перейдем от сравнительного изучения психической жизни у разных животных к вопросу об органах этой функции, то получим ответ, что у всех высших животных они всегда связаны с определенными группами клеток, ганглиозными клетками или нейронами, составляющими нервную систему. Все без исключения ученые сходятся во мнении, что центральная нервная система является органом психической жизни животного, и это в любой момент можно доказать экспериментально. Когда мы частично или полностью уничтожаем центральную нервную систему, мы в той же пропорции, частично или полностью, уничтожаем "душу" или психическую активность животного. Поэтому нам предстоит рассмотреть особенности психического органа у человека. Читатель уже знает неоспоримый ответ на этот вопрос. Психический орган человека по своему строению и происхождению точно такой же, как и у всех остальных позвоночных. Он возникает в виде простой медуллярной трубки из наружной мембраны эмбриона - кожно-сенсорного слоя. Простой мозговой пузырек, образующийся при расширении головной части этой медуллярной трубки, делится поперечными сужениями на пять, и они проходят в человеческом эмбрионе примерно те же стадии строения, что и у остальных млекопитающих. Поскольку они, несомненно, имеют общее происхождение, их головной и спинной мозг также должны иметь общее происхождение.

Физиология учит нас, основываясь на наблюдениях и экспериментах, что отношение "души" к своему органу, головному и спинному мозгу, у человека такое же, как и у других млекопитающих. Одна из них не может действовать без другой; она так же связана с ней, как мышечные движения с мышцами. Он может развиваться только в связи с ним. Если мы вообще эволюционисты и признаем причинно-следственную связь онтогенеза и филогенеза, мы вынуждены признать этот тезис: Человеческая душа, или психика, как функция продолговатого мозга, развивалась вместе с ним; и как головной и спинной мозг теперь развиваются из простого продолговатого мозга у каждого человека, так и человеческий разум, или психическая жизнь всей человеческой расы, постепенно развился

из души низших позвоночных. Как сегодня сложная структура мозга шаг за шагом развивается из одного и того же зачатка у каждого человека - тех же пяти мозговых пузырьков, что и у всех остальных краниотов; так и человеческая душа постепенно развивалась в течение миллионов лет из длинного ряда краниотов-душ. Наконец, как сегодня у каждого человеческого эмбриона различные части мозга дифференцируются по особому типу обезьяньего мозга, так и человеческая психика исторически произошла от обезьяньей души.

Правда, эта монистическая концепция с ужасом отвергается большинством людей, а дуалистическая идея, отрицающая неразрывную связь мозга и разума и рассматривающая тело и душу как две совершенно разные вещи, по-прежнему популярна. Но как примирить эту точку зрения с известными фактами эволюции? Она наталкивается на трудности, одинаково большие и непреодолимые как в эмбриологии, так и в филогенезе. Если мы вместе с большинством людей предположим, что душа - это независимая сущность, которая изначально не имеет ничего общего с телом, а лишь на время вселяется в него и выражает свои переживания через мозг так же, как пианист через свой инструмент, мы должны определить момент в эмбриологии человека, когда душа входит в мозг; а после смерти мы снова должны определить момент, когда она покидает тело. Поскольку, далее, каждый человеческий индивид унаследовал определенные личностные черты от каждого из родителей, мы должны предположить, что в момент зачатия от их душ были отделены части и переданы эмбриону. Часть отцовской души попадает сперматозоид, а часть материнской души остается в яйцеклетке. В момент зачатия, когда части двух ядер совокупляющихся клеток соединяются вместе, образуя ядро стволовой клетки, следует предположить, что сопутствующие фрагменты нематериальных душ также объединяются.

С этой дуалистической точки зрения явления психического развития совершенно непонятны. Всем известно, что новорожденный ребенок не имеет ни сознания, ни знаний о себе и окружающем мире. Каждый родитель, беспристрастно следивший за психическим развитием своих детей, не сможет отрицать, что это дело рук биологических эволюционных процессов. Как все остальные функции тела развиваются в связи с их органами, так и душа развивается в связи с мозгом. Это постепенное раскрытие души ребенка, по сути, настолько удивительное и славное явление, что любая мать или отец, у которых есть глаза, чтобы наблюдать за ним, никогда не устанут созерцать его. И только наши учебники по психологии ничего не знают об этом развитии; иногда мы почти склонны думать, что их авторы сами никогда не имели детей. Человеческая душа, описанная в большинстве наших психологических трудов, - это всего лишь душа ученого философа, который прочитал много книг, но ничего не знает об эволюции и даже не задумывается о том, что его собственная душа имеет развитие.

Если эти философы-дуалисты последовательны, они должны назначить момент в филогенезе человеческой души, когда она впервые была "внедрена" в позвоночное тело человека. Следовательно, в то время, когда человеческое тело развилось из антропоидного тела обезьяны (вероятно, в третичный период), специфический человеческий психический элемент - или, как любят говорить люди, "искра божественности" - должен был внезапно влиться или вдохнуть в антропоидный мозг и ассоциироваться с уже присутствующей в нем обезьяньей душой. Мне нет нужды настаивать на огромных теоретических трудностях этой идеи. Я лишь отмечу, что эта "искра божественности", которая, как предполагается, отличает душу человека от души других животных, сама должна быть способна к развитию и, собственно говоря, прогрессивно развивалась в ходе человеческой истории. Как правило, разум принимается за эту "искру божественности" и считается исключительным достоянием

человечества. Но сравнительная психология показывает, что поставить этот барьер между человеком и животным совершенно невозможно. Либо мы берем слово "разум" в широком смысле, и тогда он встречается у высших млекопитающих (обезьяны, собаки, слона, лошади) так же, как и у большинства людей; либо в более узком смысле, и тогда он отсутствует у большинства людей так же, как и у большинства животных. В целом же о человеческом разуме можно сказать то же, что и о Мефистофеле у Гете: "Жизнь несколько лучше могла бы удовлетворить его."

Жизнь, может быть, и была бы ему приятна.

Если бы не отблеск небесного света, который Ты ему дал.

Он называет это разумом; оттого и сила его возросла.

Чтобы быть еще звероподобнее любого зверя.

Если же мы должны отбросить эти популярные и в некоторых отношениях приемлемые дуалистические теории как несостоятельные, поскольку они не согласуются с генетическими фактами, то остается только противоположная, или монистическая, концепция, согласно которой человеческая душа, как и душа любого другого животного, является функцией центральной нервной системы и развивается в неразрывной связи с ней. Мы видим это *онтогенетически* в каждом ребенке. Биогенетический закон заставляет нас подтвердить это *филогенетически*. Подобно тому, как в каждом человеческом зародыше кожно-сенсорный слой дает начало медуллярной трубке, из переднего конца которой развиваются пять мозговых пузырьков краниотов, а из них - мозг млекопитающих (сначала с признаками низших, затем высших млекопитающих); И как весь этот онтогенетический процесс является лишь кратким, наследственным воспроизведением того же процесса в филогенезе позвоночных; так и удивительная духовная жизнь человеческой расы на протяжении многих тысяч лет шаг за шагом развивалась из низшей психической жизни низших позвоночных, и развитие каждой детской души является лишь кратким повторением этого долгого и сложного филогенетического процесса. Из всех этих фактов здравый рассудок должен заключить, что все еще распространенная вера в бессмертие души - несостоятельное суеверие. Я показал ее несоответствие современной науке в одиннадцатой главе "*Загадки Вселенной*".

Здесь также уместно указать на огромное значение антропогенеза в свете биогенетического закона для целей философии. Философы-спекулянты, которые познают эти онтогенетические факты и объясняют их (в соответствии с законом) филогенетически, продвинули великие вопросы философии гораздо дальше, чем это удалось сделать самым выдающимся мыслителям всех веков. Несомненно, каждый ясный и последовательный мыслитель должен извлечь из фактов сравнительной анатомии и онтогении ряд наводящих идей, которые не могут не оказать влияния на прогресс философии. Нельзя сомневаться и в том, что откровенное изложение и беспристрастная оценка этих фактов приведут к решительному триумфу философской тенденции, которую мы называем "монистической" или "механической", в отличие от "дуалистической" или "телеологической", на которой основано большинство античных, средневековых и современных философских систем. Монистическая или механическая философия утверждает, что все явления человеческой жизни и всей природы подчиняются фиксированному и неизменному закону; что везде существует необходимая причинно-следственная связь явлений; и что, следовательно, вся познаваемая вселенная представляет собой гармоничное единство, *монон*. Кроме того, она утверждает, что все явления обусловлены исключительно механическими или действительными, а не конечными причинами. Она не признает свободу воли в обычном смысле этого слова. В свете монистической философии явления, которые мы привыкли

считать самыми свободными и независимыми, проявлениями человеческой воли, подчиняются таким же жестким законам, как и любые другие природные явления. На самом деле, беспристрастное и тщательное изучение наших "свободных" волей показывает, что они никогда не бывают по-настоящему свободными, а всегда определяются предшествующими факторами, которые можно отнести либо к наследственности, либо к адаптации. Поэтому мы не можем признать традиционное различие между природой и духом. Дух присутствует в природе повсюду, и мы не знаем никакого духа вне природы. Отсюда также следует, что распространенное противопоставление естественных наук и умственных или моральных наук несостоятельно. Каждая наука, как таковая, является одновременно и естественной, и умственной. Это твердый принцип монизма, который, с религиозной стороны, можно назвать пантеизмом. Человек находится не над природой, а в ней.

Правда, противники эволюции любят выдавать основанную на ней монистическую философию за "материализм" и путать философскую тенденцию под этим названием с совершенно не связанным с ней и презренным моральным материализмом. Строго говоря, было бы так же правильно называть нашу систему спиритуализмом, как и материализмом. Настоящая материалистическая философия утверждает, что явления жизни, как и все другие явления, являются следствиями или продуктами материи. Противоположная крайность, спиритуалистическая философия, утверждает, напротив, что материя - это продукт энергии, и что все материальные формы порождаются свободными и независимыми силами. Таким образом, согласно одностороннему материализму, материя предшествует живой силе; согласно столь же одностороннему взгляду спиритуалистов, все происходит наоборот. Оба взгляда дуалистичны, и, на мой взгляд, оба ложны. Для нас антитеза исчезает в монистической философии, которая не знает ни материи без силы, ни силы без материи. Стоит лишь немного поразмыслить над этим вопросом со строго научной точки зрения, чтобы увидеть, что невозможно составить четкое представление ни об одной из гипотез. Как сказал Гете, "материя не может существовать и действовать без духа, а дух - без материи".

Человеческий "дух" или "душа" - это всего лишь сила или форма энергии, неразрывно связанная с материальным субстратом тела. Мыслительная сила разума так же связана со структурными элементами мозга, как двигательная сила мышц с их структурными элементами. Наши умственные способности являются функциями мозга в той же мере, в какой любая другая сила является функцией материального тела. Мы не знаем ни материи, которая была бы лишена сил, ни сил, которые не были бы связаны с материей. Когда силы входят в явление в виде движений, мы называем их живыми или активными силами; когда они находятся в состоянии покоя или равновесия, мы называем их латентными или потенциальными. Это в равной степени относится к неорганическим и органическим телам. Магнит, притягивающий железные опилки, порох, который взрывается, пар, приводящий в движение локомотив, - это живая неорганика; они действуют с помощью живой силы так же, как чувствительная мимоза, сжимающая свои листья при прикосновении, или почтенный амфиокс, зарывающийся в морской песок, или человек, когда он думает. Только в последнем случае комбинации различных сил, которые проявляются как "движение" в феномене, гораздо сложнее и труднее для анализа, чем в первом.

Наше исследование привело нас к выводу, что во всей эволюции человека, в его эмбриологии и филогенезе, не действуют никакие живые силы, кроме тех, которые действуют в остальной органической и неорганической природе. Все действующие в ней силы в конечном счете можно свести к росту - фундаментальной эволюционной функции, которая приводит к появлению форм как органической, так и неорганической природы. Но сам рост зависит от притяжения и отталкивания гомогенных и гетерогенных частиц.

Семьдесят пять лет назад Карл Эрнст фон Бэр подвел общий итог своих классических исследований развития животных в следующем предложении: "Эволюция человека - это история роста индивидуальности во всех отношениях". И если мы углубимся в корень этого закона роста, то обнаружим, что в конечном итоге его всегда можно свести к тому притяжению и отталкиванию одушевленных атомов, которое Эмпедокл назвал "любовью и ненавистью" элементов.

Таким образом, эволюция человека происходит по тем же "вечным, железным законам", что и развитие любого другого организма. Эти законы всегда приводят нас к одним и тем же простым принципам, элементарным принципам физики и химии. Различные явления природы отличаются лишь степенью сложности взаимодействия различных сил. Каждый отдельный процесс адаптации и наследственности в стволовой истории наших предков сам по себе является сложнейшим физиологическим явлением. Гораздо более сложными являются процессы человеческой эмбриологии; в них сгущены и заключены тысячи филогенетических процессов.

В своей *"Общей морфологии"*, вышедшей в 1866 году, я сделал первую попытку применить теорию эволюции, реформированную Дарвином, ко всей области биологии, и особенно обеспечить с ее помощью механическую основу для науки об органических формах. Интимные отношения, существующие между всеми частями органической науки, особенно прямая причинная связь между двумя разделами эволюции - онтогенезом и филогенезом - были впервые объяснены в этой работе с помощью трансформизма и философски интерпретированы в свете теории происхождения. Антропологическая часть *"Общей морфологии"* (книга vii) содержит первую попытку определить ряд предков человека (т. ii, с. 428). Как бы несовершенна ни была эта попытка, она послужила отправной точкой для дальнейших исследований. За тридцать семь лет, прошедших с тех пор, биологический горизонт чрезвычайно расширился; наши эмпирические приобретения в области палеонтологии, сравнительной анатомии и онтогенеза выросли до поразительной степени благодаря объединению усилий ряда способных работников и применению более совершенных методов. Многие важные биологические вопросы, которые тогда казались неясными загадками, теперь, похоже, полностью решены. Дарвинизм возник как заря нового дня ясной монистической науки после темной ночи мистического догматизма, и теперь мы можем с гордостью и радостью сказать, что в нашей области исследований появился дневной свет.

Философы и другие люди, одинаково невежественные в отношении эмпирических источников наших доказательств и филогенетических методов их использования, в последнее время даже утверждают, что в деле построения нашего генеалогического древа сделано не больше, чем обнаружена "галерея предков", подобная той, что мы находим в дворянских особняках. Это было бы совершенно верно, если бы генеалогия, приведенная во второй части этой работы, представляла собой простое сопоставление ряда животных форм, генетическую связь которых мы установили по их внешнему физиономическому сходству. Как мы уже достаточно доказали, речь идет о совершенно другом - о морфологическом и историческом доказательстве филогенетической связи этих предков на основании их тождества во внутреннем строении и эмбриональном развитии; и я думаю, что в первой части этого труда я достаточно показал, насколько это рассчитано на то, чтобы раскрыть нам их внутреннюю природу и ее историческое развитие. Именно в доказательстве исторической связи я вижу суть ее значения. Я отношусь к тем ученым, которые верят в настоящую "естественную историю" и считают, что историческое знание прошлого не менее важно, чем точное исследование настоящего. Неисчислима ценность исторического

сознания не может быть достаточно подчеркнута в то время, когда исторические исследования игнорируются и пренебрегаются, а "точная" школа, столь же догматичная, сколь и узкая, подменяет его физическими экспериментами и математическими формулами. Историческое знание не может быть заменено никакой другой отраслью науки.

Очевидно, что предрассудки, стоящие на пути общего признания этого "естественного антропогенеза", еще очень велики; в противном случае долгая борьба философских систем закончилась бы в пользу монизма. Но мы можем с уверенностью ожидать, что более широкое знакомство с генетическими фактами постепенно разрушит эти предрассудки и приведет к торжеству естественной концепции "места человека в природе". Когда перед лицом этих ожиданий нам говорят, что это приведет к регрессу в интеллектуальном и нравственном развитии человечества, я не могу удержаться от того, чтобы не сказать, что, по моему мнению, все будет как раз наоборот; что это в огромной степени будет способствовать прогрессу человеческого разума. Любой прогресс в познании истины означает прогресс в более высоком развитии человеческого интеллекта; и любой прогресс в его применении к практической жизни подразумевает соответствующее улучшение морали. Злейшие враги человеческой расы - невежество и суеверие - могут быть побеждены только истиной и разумом. В любом случае, я надеюсь и хочу убедить читателя этих глав в том, что истинное научное понимание человеческого организма может быть достигнуто только тем путем, который мы признаем единственно верным и эффективным в органической науке в целом - а именно путем Эволюции.